



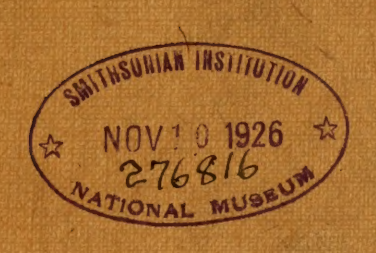


Том III, вып. 1 и 2-й Tome III, livr. 1 et 2

РУССКИЙ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИЗДАВАЕМЫЙ
при Зоологическом Отделении О-ва Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии
под редакцией акад. А. Н. СЕВЕРЦОВА

REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА 1922 ПЕТЕРБУРГ

Том III, вып. 1 и 2. Tome III, livr. 1 et 2.

РУССКИЙ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИЗДАВАЕМЫЙ
при Зоологическом Отделении О-ва Любителей
Естествознания, Антропологии и Этнографии
под редакцией акад. А. Н. СЕВЕРЦОВА.

REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ПЕТРОГРАД
1922

Гиз. № 2874. Главлит. № 456. Москва. Напеч. 1.000 экз.

1-я Образцовая типография, М. С. Н. Х., Пятницкая, 71.

К сведению учреждений, подписчиков и авторов.

Русский Зоологический Журнал издается при Зоологическом Отделении Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии.

Журнал будет, как и раньше, выходить отдельными выпусками, при чем 6 выпусков составят том объемом 500 печатных страниц.

В Русском Зоологическом Журнале печатаются предварительные сообщения и небольшие (объем до 2-х печат. листов) оригинальные статьи по зоологии описательной, экспериментальной, сравнительной морфологии, гистологии и эмбриологии, а также авторефераты.

Статьи и сообщения печатаются на русском или на одном из общепринятых в научной литературе языках (английский, немецкий, французский) с обязательным резюме на русском или соответственно иностранном. Резюме не должны превышать $^1/_3$ основного текста для более крупных работ и половины основного текста для более мелких.

Состав редакционной комиссии: председ., Академик проф. А. Н. Северцов, члены: проф. Н. В. Богоявленский, преп. У-та А. В. Румянцев, преп. У-та Б. С. Матвеев, секретарь Е. Г. Габричевский.

Рукописи высылаются на имя председателя редакционной Комиссии Академика А. Н. Северцова (Москва, Институт Сравнительной Анатомии 1-го Московского Государственного Университета, Б. Никитская, д. 6) или на имя А. В. Румянцева (Кабинет Гистологии того же Университета, Б. Никитская, 6) совершенно готовыми к печати, отпечатанными на пишущей машине с необходимыми ссылками и указаниями.

На каждый печатный лист текста допускается не более 6 черных рисунков, исполненных тушью на гладкой бумаге.

Редакция оставляет за собой право разбивать более крупные статьи на два номера.

Корректуры иногородним не высылаются.

Авторы получают авторский гонорар по ставкам Госиздательства.

Первые два тома высылаются редакцией по ценам довоенного времени, переведенным на современный курс:

1916 г.	12 вып.	5 р.
1917 г.	7 вып.	5 р.

Русский Зоологический Журнал будет издаваться Государственным Издательством.

Условия подписки будут объявлены позднее Госиздательством, взявшим на себя всю материальную часть издания.

За справками надлежит обращаться в редакцию Р. З. Ж. Москва, Больш. Никитская 1-й Московский Государственный Университет, Институт Сравнительной Анатомии.

Положение хрящевых ганоидов в системе.

Акад. А. Н. Северцова.

(Из Института сравнительной Анатомии Московского Университета.)

С 4-мя рисунками в тексте.

Взгляды зоологов на взаимоотношения главных групп рыб и, в частности, на положение хрящевых ганоидов в системе не раз менялись, и едва ли мы имеем право считать их окончательно установленными и в настоящее время. Дело в том, что современная классификация рыб в значительной мере основывается на палеонтологических данных, т.-е., главным образом, на строении костного скелета. Признавая все громадное значение палеонтологических исследований, мы все-таки должны признать такую классификацию до известной степени односторонней.

Чтобы сделать понятной мою постановку вопроса, напомню весьма кратко историю того, как изменялись взгляды исследователей на классификацию, а вместе с тем, и на филогенетические соотношения главных групп рыб. За период между 1846 г., т.-е. эпохой появления классической работы И. Мюллера о ганоидах, и настоящим временем только две группы рыб, а именно Elasmobranchii и Teleostei, сохранили свое положение в системе относительно неизмененным, первые как низшие, вторые как высшие представители класса рыб. Как известно, И. Мюллер установил подкласс Ganoidei с отрядами Chondrostei (Acipenserinae, Spatulariae), Holostei (Lepidosteini,—Lepidosteus, Amia) и Polypterini (Polypterus). Зоологи после-дарвиновской эпохи первоначально приняли классификацию И. Мюллера и признали хрящевых ганоидов за наиболее примитивную группу Osteichthyes. В 1861 г. Т. Г. Гексли частью на основании сравнительно-анатомических, частью палеонтологических данных видоизменил классификацию И. Мюллера, выделив Polypterini и ряд близких к ним ископаемых форм в особый

подотряд Crossopterygii, характеризующийся своеобразным строением передних плавников, присутствием югулярных пластинок и т. д. Классификация ганоидов И. Мюллера принимает при этом, по Гексли, такой вид:

O. Ganoidei.
S. o. I. Amiadae.
S. o. II. Lepidosteidae
S. o. III. Crossopterygii.
S. o. IV. Chondrostei.
S. o. V. Acantodidae.

Возведение Crossopterygii в самостоятельный подотряд оказалось важным и плодотворным изменением классификации И. Мюллера; что касается до присоединения акантодид к ганоидным рыбам, то оно не имело успеха, так как последующие исследователи склоняются к присоединению их к акуловым рыбам.

Crossopterygii были возведены в самостоятельную группу, главным образом, на основании строения их грудных плавников, в которых сильно развита базальная часть свободного плавника и лучи расположены более или менее симметрично по отношению к основной лопасти (оси) плавника. Э. Коп (1871) продолжил эти мысли Гексли и также по строению грудных плавников противопоставил Crossopterygii остальным группам Teleostomi, у которых базальная часть грудных плавников более или менее редуцирована: последних, т.-е. Chondrostei, Holostei и Teleostei, он объединяет в высшую группу Acanthopterygii. Почти одновременно с ним Р. Треквер (1872), изучивший весьма детально ископаемых Palaeoniscoidei, внес новое и важное изменение в классификации рассматриваемых нами рыб, а именно соединил Palaeoniscoidei с хрящевыми ганоидами; классификация Гексли приняла при этом следующий вид:

O. Ganoidei veri.
S. o. I. Crossopterygii.
S. o. II. Acipenseroidei.
Fam. 1. Acipenseridae.
» 2. Spatulariidae.
» 3. Chondrosteidae.
» 4. Palaeoniscidae.
» 5. Platysomidae.
S. o. III. Lepidosteoidei.
S. o. IV. Amioidei.

Известный знаток ископаемых рыб, А. Смит Вудвард, в общем, примыкает к Копу и Трэкверу и в своем каталоге ископаемых рыб Британского музея (1891) следующим образом определяет систематические взаимоотношения низших групп рыб подкласса телеостом:

S. cl. Teleostomi.
O. I. Crossopterygii.
S. o. 1. Haplistia.
» 2. Rhipidistia.
» 3. Actinistia.
O. II. Actinopterygii.
S. o. 1. Chondrostei.
A. Ascendent serie (Восходящий ряд).
Fam. 1. Palaeoniscidae.
» 2. Platysomatidae.
» 3. Catopteridae.
B. Degenerate serie (Дегенеративный ряд).
Fam. 1. Chondrosteidae.
» 2. Belonorhynchidae.
» 3. Acipenseridae.
» 4. Polyodontidae.

Сопоставляя эти классификации, мы видим, что взгляды исследователей на систематическое положение хрящевых ганоидов изменялись в определенном направлении: во-первых, в направлении более или менее резкого отделения Crossopterygii от остальных ганоидов И. Мюллера и сближения последних с высшими рыбами, во-вторых, в направлении признания положения, что Crossopterygii представляют собой наиболее примитивную группу телеостом. Таким образом, Смит Вудвард среди Actynopterygii признает Palaeoniscoidei, т.-е. формы по строению черепа, по форме и гистологической структуре чешуй наиболее близко стоящие к Crossopterygii, за формы примитивные; наоборот, простота строения современных хрящевых ганоидов (Acipenseridae и Polyodontidae), которую старые авторы считали первичной, по этому новому взгляду, является результатом вторичного упрощения и дегенерации. Если это представление о систематических соотношениях низших телеостом рассматривать с филогенетической точки зрения (на которой и стоят перечисленные выше исследователи), то приходится принять, что все телеостомы произошли от Crossopterygii; путем дегенерации проксимальных элементов грудных плавников и ряда других менее

бросающихся в глаза изменений от них произошли низшие Actynopterigii, т.-е. Palaeoniscoidei, а затем эволюция потомков Palaeoniscoidaei пошла в двух различных направлениях, а именно: 1) в прогрессивном, которое через восходящий ряд Смит Вудварда ведет к костистым рыбам, и 2) в регрессивном (дегенеративный ряд Смит Вудварда), приводящем к современным хрящевым ганоидам.

Взгляды Копа, Трэквера и Смит Вудварда оказали большое влияние на американских, английских и на европейских зоологов и палеонтологов; они вошли в руководства таких авторов, как Бридж (1904), Джордан (1905), Гудрич (1909), Штейнман (1907), до известной степени Циттель (1911), [1]) и могут, таким образом, считаться до известной степени [2]) общепринятыми.

В течение ряда лет я исследовал строение и особенно развитие различных систем органов Elasmobranchii, Chondrostei (Acipenser, Scaphirhynchus), Holostei (Amia, Lepidosteus), Crossopterygii (Polypterus) и, при сопоставлении своих результатов с данными палеонтологии и сравнительной анатомии, пришел к выводам, довольно сильно отличающимся от только что изложенных взглядов. В настоящей статье я касаюсь (в весьма сжатой форме) только результатов, полученных на основании исследования хрящевого и костного скелета, но отмечаю, что к выводам своим я пришел не только на основании изучения этих двух систем, но и при исследовании целого ряда других органов.

Из того краткого литературного очерка, который я предпослал этой статье, мы видим, что для того, чтобы определить положение хрящевых ганоидов в системе, приходится прежде всего решить вопрос о том, являются ли они формами примитивными или регрессивными? Отвечая на этот вопрос, я должен отметить, что детальное сравнение хрящевых ганоидов с Elasmobranchii, с одной стороны, и с Crossopterygii и Holostei, с другой, привело меня к заключению, что 1) в целом ряде важных признаков как эмбриональных, так и

---

[1]) Отмечу, что несколько особое положение в этом вопросе занимает Тэт Реган (1904): он признает, что Chondrostei (incl. Palaeoniscoidei) представляют собой наиболее примитивную группу телеостом, и ответвляет от них в одну сторону Crossopterygii, от которых, в свою очередь, по его мнению, произошли Dipneusta и Placodermi, в другую Teleostei (incl. Holostei).

[2]) Я делаю эту ограничение ввиду того, что многие зоологи и, отчасти, сравнительные анатомы, не принимающие в соображение результатов палеонтологических исследований, до сих пор пользуются старой классификацией И. Мюллера или тем или иным ее видоизменением.

взрослых, хрящевые ганоиды стоят ближе к низшим селахиям, чем исследованные мной Crossopterygii и Holostei, и что 2) простота их строения никоим образом не может быть объяснена гипотезой дегенерации. Перечислю здесь весьма кратко те особенности их строения и развития, которые привели меня к этим выводам.

При исследовании развития хрящевого черепа акуловых рыб я нашел, что так называемые трабекулы (trabeculae cranii) и сливающиеся с ними полярные хрящи прирастают к парахордальным хрящам с вентральной стороны, что является весьма характерной особенностью их эмбрионального черепа. Точно таким же образом эти элементы прирастают к парахордалиям у осетровых рыб; между тем у Polypterus (Грэхэм Керр, 1907), у Lepidosteus и у Amia (по моим исследованиям) срастание этих первичных элементов головы происходит совершенно иначе: трабекулы прирастают к парахордалиям не снизу, а спереди, т.-е. сливаются с самыми передними концами парахордалий. Кроме того, у акуловых и у осетровых рыб концы парахордальных хрящей плотно охватывают передний конец хорды и прилегают к нему; у Crossopterygii и Holostei они далеко отстоят от переднего конца хорды, так что по бокам хорды образуется две фонтанели. Обонятельные капсулы у селахий и хрящевых ганоидов, и в течение эмбрионального развития и во взрослом состоянии, широко расставлены, и между ними не образуется хрящевой перегородки (septum nasale); у Crossopterygii и Holostei обонятельные капсулы сближены и носовая перегородка есть.

У хрящевых ганоидов (рис. 1, C) развиваются три морфологически чрезвычайно интересных выроста в глазничной области и на дне черепа, а именно, парные proc. palatobasales laterales и непарный proc. palatobasalis medialis (базальный угол немецких авторов); интересны они потому, что эти три выроста представляют собой образования весьма характерные для Notidanidae (рис. 1, A) и Spinaceidae (рис. 1, B); у Crossopterygii, Holostei и Teleostei эти выросты не развиваются ни во взрослом, ни в эмбриональном черепе (рис. 1, D), так что мы имеем здесь признаки, которые, с одной стороны, сближают хрящевых ганоидов с низшими акулами, с другой, отдаляют их от только что перечисленных групп Osteichthyes. У хрящевых ганоидов хрящевой rostrum хорошо развит, и в этом отношении они тоже похожи на примитивных акул (ср. рис. 1, A, C) и отличаются от Crossopterygii, Holostei и Teleostei, у которых ростральный вырост либо отсутствует, либо рудиментарен. Наконец, отметим, что благодаря всем указанным особенностям, а также

по общему habitus осевой череп осетровых рыб имеет весьма большое сходство с хрящевым черепом низших акул, чего, конечно, нельзя сказать относительно эмбрионального черепа Crossopterygii, Holostei и Teleostei.

Резюмируя все сказанное относительно осевого черепа, мы видим, что у рассмотренных нами рыб имеются два типа хрящевого черепа, весьма непохожие друг на друга, а именно: с е л а х о н д-

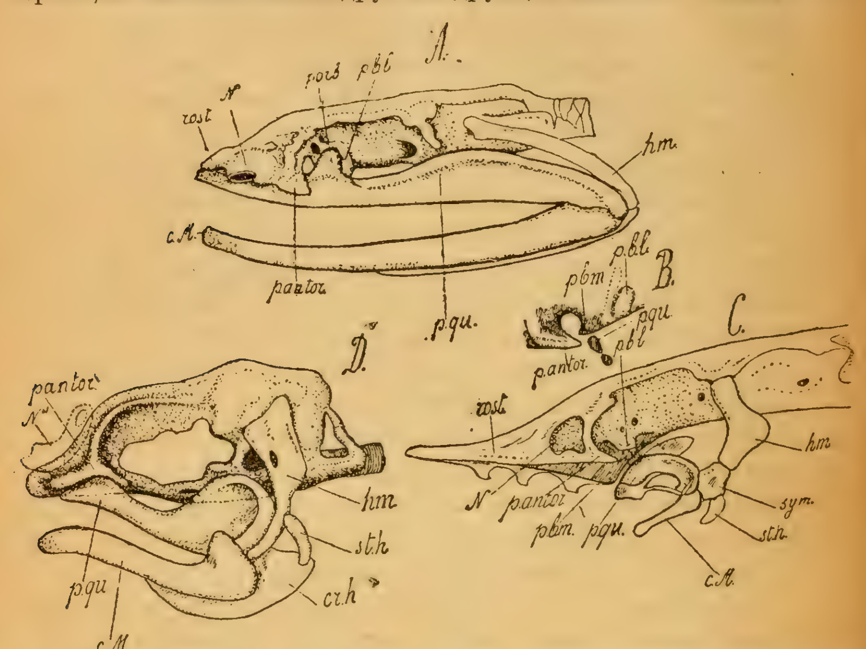


Рис. 1, A — D; рис. A изображает череп Chlamydoselachus anguineus, на котором видно, что небноквадратный хрящ впереди от посторбитального отростка прикрепляется к осевому черепу в двух местах, а именно посредством proc. orbitalis palatoquadrati (p. orb.) в глазничной области, впереди от proc. palatobasalis lateralis (p. b. l.), и в анторбитальной области к proc. antorbitalis (p. antor.); рис. B представляет основание черепа (орбитальная область) Scymnus lichia; на рисунке обозначено положение верхней (p. qu.) и нижней челюсти в медиальном резрезе, в месте symphysis; видно, что небноквадратный хрящ (p. qu.) лежит точно так же, как у стерляди (рис. C) позади от базального угла черепа (proc. palatobasalis medialis, p. b. m.), хорошо видны форма и положение proc. palatobasalis lateralis (p. b. l.); на рис. C изображен хрящевой череп Acipenser ruthenus, на котором видно, что положение palatoquadratum (p. qu.) по отношению к proc. palatobasalis medialis (p. b. m.) и lateralis (p. b. l.) то же, что у Scymnus (B); рис. D представляет реконструкцию черепа довольно поздней личинки Amia calva; видно, что palatoquadratum (p. qu.) причленяется к proc. antorbitalis cranii (p. antor.); proc. palatobasales, lateralis и medialis отсутствуют. На основании сравнения рис. A, C, D можно представить себе, что из двух соединений небноквадратного хряща с черепом, существующих у Chlamydoselachus (art. palatobasalis и art. quadrantorbitalis) у стерляди сохранилось палатобазальное соединение, у Amia квадранторбитальное.

ный тип, встречающийся у низших Selachii (Spinaceidae, Notidanidae), Acipenseridae, Polyodontidae, и тип, который мы могли бы назвать голостеоидным, встречающийся у Holostei, Crossopterygii и Teleostei.

Весьма интересные результаты дает сравнение частей челюстного аппарата в рассматриваемых нами группах. Общая форма palatoquadratum у Acipenseridae весьма напоминает форму небноквадратного хряща низших акул. Отметим, что сходство между осетровыми рыбами и Crossopterygii и Holostei в этом отношении значительно меньше. У акуловых рыб передние концы небноквадратных хрящей правой и левой стороны соединены друг с другом посредством symphysis; точно такое же соединение небноквадратных хрящей мы имеем у Acipenseridae и Polyodontidae. Напротив, у Crossopterygii, Holostei и Teleostei такого симфиза нет: концы небноквадратных хрящей широко расставлены и не соприкасаются друг с другом.

Весьма важным признаком является способ прикрепления верхней челюсти (palatoquadratum) к черепу у рассматриваемых нами рыб. У низших акул небноквадратный хрящ причленяется к черепу в орбиальной области посредством proc. orbitalis palatoquadrati (Notidanidae, Spinaceidae), который прилегает к черепу впереди от proc. palatobasalis lateralis (рис. 1, A, B). Передний конец небноквадратного хряща у Spinaceidae лежит позади proc. palatobasalis medialis (рис. 1, B); у Heptanchus и Hexanchus он лежит непосредственно впереди от этого выроста, а у Chlamydoselachus под обонятельными капсулами (рис. 1, A).

И у акул и у скатов передняя часть небноквадратных хрящей лежит позади proc. antorbitales, не вступая с ними в соединение. Весьма интересным исключением в этом отношении является Chlamydoselachus, у которой palatoquadratum соединяется с черепом в двух местах: в глазничной области посредством proc. orbitalis palatoquadrati, и в анторбитальной области, где передний конец palatoquadratum прилегает к proc. antorbitalis снизу и соединяется с ним связкой (рис. 1, A). У осетровых рыб (Acipenser, Scaphirynchus) связь между осевым черепом и небноквадратным хрящем чрезвычайно похожа на ту, которую мы находим у Spinaceidae (рис. 1, B): palatoquadratum лежит в той же области, т.-е. позади базального угла черепа (proc. palatobasalis medialis) (рис. 1, C.), и соединено с proc. palatobasalis lateralis рыхлой связкой; связка эта развита у Scaphirynchus лучше, чем у Acipenser. У Acipenser

proc. orbitalis нет, но у Scaphyrinchus к палатобазальному отростку прилегает самостоятельный маленький хрящик, который, по моим исследованиям, соответствует орбитальному отростку небноквадратного хряща акул. Резюмируя все сказанное, мы видим, что и по форме небноквадратных хрящей, и по присутствию symphysis, и по положению и способу соединения с осевым черепом существует весьма большое сходство между низшими акулами и осетровыми рыбами; сходство между акулами и Polyodontidae отмечено уже давно Бриджем (1879).

Обращаясь к Crossopterygii, Holostei и низшим Teleostei, мы находим, что они по строению небноквадратных хрящей и по их отношениям к осевому черепу весьма похожи друг на друга, что особенно хорошо видно при изучении истории их развития, когда отношения между хрящевыми элементами еще не затемнено присутствием окостенений; вместе с тем они весьма сильно отличаются от низших акул и осетровых рыб. По форме palatoquadratum не имеет того селахоидного типа (рис. 1, D), который мы отметили у акул и хрящевых ганоидов (рис. 1, B, C,). Мы уже упомянули об отсутствии у них symphysis между передними концами небноквадратных хрящей. Весьма важным признаком отличия является факт, что небноквадратные хрящи у Crossopterygii, Holostei и Teleostei совершенно иначе причленяются к осевому черепу, чем у низших акуловых и осетровых рыб. Здесь передние концы небноквадратных хрящей (или у взрослых костей, замещающих хрящ) прилегают снизу к proc. antorbitales cranii и сочленяются с ними (рис. 1, D).

Таким образом у Chondrostei (Acipenseridae, Polyodontidae) мы имеем один тип челюстного аппарата, у Crossopterygii, Holostei и Teleostei—другой. По способу причленения небноквадратных хрящей к черепу мы могли бы назвать первый тип палатобазальным (рис. 1, B, C), второй квадранторбитальным (рис. 1, D). У Chlamydoselachus, которая, как мы уже упоминали, занимает в этом отношении особенное положение, существуют оба типа сочленения (рис. 1, A), и квадранторбитальный, и палатобазальный.

Я не буду останавливаться на других особенностях висцерального скелета хрящевых ганоидов, так как здесь селахоидные особенности их мало выражены, и отмечу только, что некоторые признаки, общие у хрящевых ганоидов с высшими группами телеостом,

являются весьма примитивными и указывают, что все эти рыбы произошли от форм, которые стояли ниже по строению висцерального скелета, чем современные низшие акулы (Notidanidae). Сюда относятся, например, такие признаки, как существование hypohyale, которое, несомненно, было развито у предков акул и затем редуцировалось.

Относительно строения позвоночника интересующих нас рыб я ограничусь только немногими замечаниями общего характера, что обусловливается в значительной степени недостаточностью наших сведений относительно строения позвоночника ископаемых Osteichthyes. Позвоночный столб современных хрящевых ганоидов, характеризующийся присутствием хорошо развитой хорды и ее оболочек, полным отсутствием тел позвонков и сравнительно весьма примитивной формой диплоспондилизма (передние и задние дуги каждого метаметра сидят на хорде), стоит ниже позвоночника даже Notidanidae и Holocephali. С другой стороны, мы с полной уверенностью можем сказать, что по строению позвоночника современные Crossopterygii и Holostei, у которых хорошо развиты костные тела позвонков стоят много выше хрящевых ганоидов. Если бы принимать в соображение только эти данные, то решение вопроса было бы весьма просто: мы имеем перед собой две резко разграниченные по строению позвоночника группы, с одной стороны, хрящевых ганоидов и акуловых рыб, с другой, так называемых костных ганоидов и Crossopterygii. Но дело обстоит не так просто, потому что мы не знаем точно строения позвоночника ископаемых Crossopterygii, и Palaeoniscoidei, но, между тем, имеем указания на то, что у наиболее древних представителей этих групп позвоночник был построен весьма примитивно: хорда была развита хорошо, не было еще тел позвонков и т. д. Вопрос сводится следовательно к тому, что нам трудно решить—был ли позвоночник этих именно форм построен по более примитивному типу, чем позвоночник современных хрящевых ганоидов или нет? Были ли, например, дуги позвонков у этих форм расположены по диплоспондильному типу, или нет? Если да, то был ли этот диплоспондилизм более примитивного характера, чем диплоспондилизм хрящевых ганоидов, или, наоборот, последние остановились в этом отношении на более низкой стадии эволюции? На эти вопросы мы при настоящем состоянии наших сведений не можем дать определенного ответа, и поэтому вопрос о том, можем ли мы считать позвоночник древнейших Crossopterygii и Actinopterygii (Paleoniscoidei) более примитивным, чем позвоночник совре-

менных хрящевых ганоидов (или наоборот), нам приходится оставить открытым.

Несколько более определенные заключения мы можем сделать относительно хвостового плавника и хвостового отдела позвоночника рассматриваемых нами рыб: на основании тщательного и подробного исследования И. И. Шмальгаузен (1913) пришел к выводу, что хвостовые плавники хрящевых ганоидов и эласмобранхий относятся к более примитивному первично-гетероцеркальному (протоцеркальному) типу, который характеризуется тем, что первичные плавниковые лучи приросли гипохордально к остистым отросткам позвоночника. У гетероцеркальных Crossopterygii и Dipnoi хвостовой плавник построен по вторично-гетероцеркальному типу (метепицеркальному), т.-е. первичные плавниковые лучи редуцировались и скелет плавника вентрально и дорсально представлен только остистыми отростками. Здесь мы имеем два ясно выраженных различных типа, один (протоцеркальный) более примитивный, другой (метепицеркальный) вторично видоизмененный. Что касается строения птеригиофоров непарных плавников, т.-е. спинного и анального плавников, то относительно них можно повторить то же, что мы только что сказали о хвостовом плавнике; Тэт Реган (1904) подчеркивает их примитивное строение у хрящевых ганоидов (Polyodon, Acipenser) и сходство с соответствующими образованиями селахий.

Несколько подробнее нам придется остановиться на вопросе о морфологии парных плавников ввиду значения, которое было придано этим органам при классификации рыб. Мы видели, что Гексли, главным образом на основании строения грудных плавников, выделил Crossopterygii в самостоятельную систематическую группу и что совершенно аналогичные соображения привели Копа и его последователей к признанию их примитивности по отношению к остальным телеостомам. Смит Вудвард отмечает, что «архиптеригиальный плавник» (подразумевается бисериально-архиптеригиальный) представляет собой наиболее примитивную форму плавников телеостом, из которой путем сокращения срединной оси и редукции постаксиальных лучей развились плавники актиноптеригий.

Основаниями, почему бисериальный архиптеригий был признан первичной формой парных плавников телеостом, можно считать следующие соображения и факты: 1) теоретические соображения, связанные с гипотезой бисериального архиптеригия (Гегенбаур), как исходной формы конечностей рыб; 2) факт, что эта форма плавников

встречается у очень древних представителей Crossopterygii и Dipnoi.

В эпоху, когда складывались взгляды Копа и его последователей на эволюцию конечностей, гипотеза Гегенбаура была в полной силе и влияние ее на тогдашних палеонтологов вполне понятно; в настоящее время, после целого ряда сравнительно-анатомических и эмбриологических исследований, посвященных вопросу о происхождении плавников рыб, ее приходится оставить: теперь можно считать установленным, что исходной формой плавников рыб является не бисериальный архиптеригий, а конечность, в которой скелет состоял из ряда метамерно расположенных хрящевых лучей, которые, при своей дальнейшей эволюции, слились своими проксимальными концами и образовали базальные элементы плавников эласмобранхий. Первично метамерия этих плавниковых лучей соответствовала метамерии соматических мускулов и нервов плавников. Самые плавники первоначально были расположены горизонтально по отношению к оси тела: положение грудного плавника с приподнятым передним краем, встречающееся у большинства телеостом и у дипной, или с приподнятым задним краем (которое характерно для наземных позвоночников) является несомненно вторичным. [1]) Палеонтологически такой тип парных конечностей в наименее измененном виде сохранился у Cladoselache; в более или менее измененной форме мы его находим у большинства ископаемых и современных акул. Архиптеригиальный тип плавников, встречаемый нами в передних плавниках Pleuracanthus и близких к ней форм, показывает, что бисериальный архиптеригий развился и у акуловых рыб очень рано как приспособительное вторичное изменение. Имеем ли мы основание думать, что именно от таких форм акуловых рыб с бисериальным архиптеригием произошли все вымершие и современные Osteichthyes?

Пересматривая древнейших Osteichthyes мы находим, что у них парные плавники были построены довольно разнообразно: правда, все типичные Dipnoi (Sirenoidei) характеризуются присутствием бисериального архиптеригия, который развит и у древнейших девонских форм (Dipteridae, Phaneropleuridae), но на-ряду с

---

[1]) Вопрос о том, была ли у предков рыб одна сплошная горизонтальная плавниковая складка, в которой были расположены скелетные лучи, мускулы и т. д., или таких складок было две, одна для переднего, другая для заднего плавника, пока приходится оставить открытым; для теории парных конечностей в той форме, как мы ее только что изложили, решение этого вопроса не имеет значения.

ними существовали такие же древние Arthrodira, причисляемые большинством палеонтологов к дипноям, у которых плавниковые лучи в задних конечностях были расположены не по архиптеригиальному типу. Отметим, что для вопроса о филогенезе конечностей телеостом, строение конечностей дипной, даже древнейших, не имеет значения, так как совершенно несомненно, что телеостомы не произошли от дипной с их специализированными зубами и другими особенностями; строение конечностей дипной может служить аргументом только в пользу положения, что архиптеригиальный тип у предков Osteichthyes развился на очень ранней стадии эволюции.

Гораздо большее значение для решения вопроса о филогенезе конечностей Osteichthyes могут иметь ископаемые Crossopterygii, так как они представляют собой ряд форм, гораздо менее специализованных, чем дипнои. Древнейшие Crossopterygii (Osteolepidae) имеют передние плавники с короткой осью, в общем весьма напоминающие плавники современного Polypterus, при чем лучи расположены симметрично вокруг лопасти плавника. Задние плавники с очень короткой базальной лопастью. Строения скелета плавников мы, к сожалению, не знаем, и можем судить о нем только по внешней форме. У Holoptychiidae передние плавники построены по типу бисериального архиптеригия с длинной осью, т.-е. так же, как у дипной; задние имеют короткую базальную лопасть. У относимого к той же группе (Rhipidistia) Eustenopteron мы знаем строение скелета плавников: в коротких передних плавниках имеются некоторые указания на бисериальное строение, задние же типично унисериальны. Короткие плавники с симметрично расположенными кожными лучами и полукруглой или овальной базальной лопастью мы находим и у Rhizodontidae. Весьма примитивные Haplistia (Tarrasius) имели передние плавники с маленькой полукруглой базальной лопастью; задние плавники их неизвестны. В общем тот же тип плавников мы находим у Coelacanthini и Polypterini.

Резюмируя все сказанное, мы видим, что Crossopterygii в общем имели плавники с хорошо развитой базальной лопастью и с симметрично расположенными лучами, но что типичный бисериальный архиптеригий у них является скорее исключением, чем правилом: он встречается только у Holoptychiidae и Glyptopomidae (Rhipidistia).

Весьма интересно, что в тех же девонских отложениях, в которых появляются Crossopterygii, мы находим и древнейших известных нам представителей Actynopterygii (Cheirolepis), что приводит нас

к заключению, что дифференцировка основных типов парных плавников Osteichthyes произошла гораздо раньше Девона и что мы имеем дело лишь с результатами этой дифференцировки, а не с самым процессом ее. Выводить девонских Actinopterygii из современных или почти современных им Crossopterygii или наоборот, мы, конечно, не можем. Сопоставляя все эти палеонтологические данные, мы видим, что на основании их едва ли возможно сделать какой-либо определенный вывод относительно первичного строения парных плавников Osteichthyes. Факты, что бисериальный архиптеригий встречается сравнительно редко и что в некоторых случаях задние плавники, снаружи симметричные, по строению внутреннего скелета относятся к унисериальному типу плавников, как будто указывают на большую вероятность предположения, что формы с симметрично расположенными лучами развились из унисериального типа. Непосредственного доказательства этого предположения (точно так же, как и обратного, что унисериальный тип развился из бисериального) палеонтология нам не дает.

Более определенный ответ на этот вопрос дает нам сопоставление результатов палеонтологических и эмбриологических исследований. Как известно, передние плавники Polypterus построены симметрично, и, до исследования истории их развития, сравнительные анатомы (Гегенбаур) выводили их из бисериального архиптеригия, предполагая, что средний хрящ базальной лопасти (мезоптеригий) представляет собой сократившуюся ось плавника.

Бёджетт (1907) исследовал развитие передних конечностей Polypterus и нашел (рис. 2, A, B), что первичная закладка хрящевого скелета переднего плавника происходит по унисериальному типу, при чем прогрессивно развита ось метаптеригия; стало быть, развитие идет по тому же типу, как у акул, хрящевых и костных ганоидов. Относительно филогенетического развития плавников Polypterus он замечает, что «плавник Polypterus произошел от унисериального плавника типа Heptanchus или скорее Chlamydoselache путем укорочения метаптеригиального края и слития оснований radialia для образования расширенного мезоптеригия» (рис. 2, A, B, C). Но так как плавник Polypterus, по общей форме базальной лопасти и по расположению кожных плавниковых лучей, чрезвычайно похож на плавники с короткой осью перечисленных выше форм ископаемых Crossopterygii, то мы с полным основанием можем предположить, что и у них симметричное строение и т. д. суть явления вторичные и что эти

формы плавников развились из унисериального плавника типа селахий.

Если это верно, то гипотеза о бисериальном архиптеригии, как об исходной форме плавников телеостом (и в частности Crossopterygii) должна быть оставлена: палеонтология в пользу ее не приводит никаких определенных доказательств, а эмбриология говорит против нее. Другими словами, первичной формой парных плавников Osteichthyes должен быть признан унисериальной архиптеригий с не особенно длинной осью.

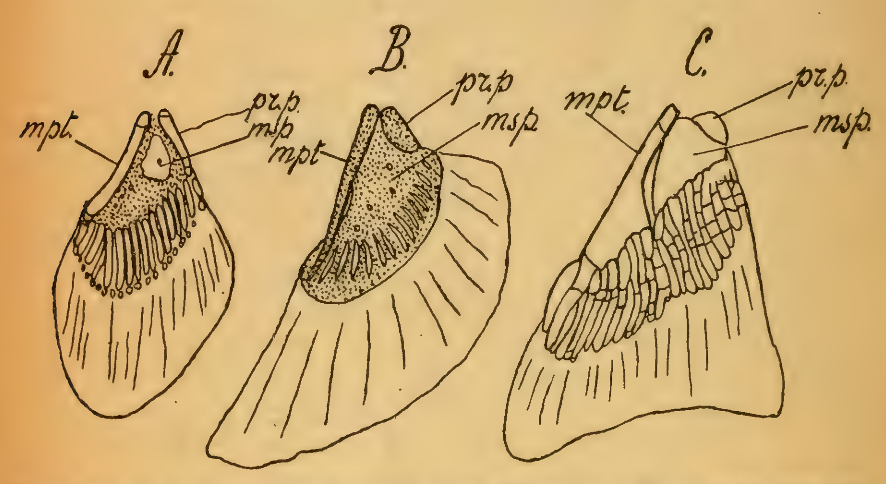


Рис. 2, A, B, C, представляет копию с рис. Бёджетта (1907, рис. 16, стр. 167) рис. A,—скелет грудного плавника взрослого Polypterus, B,—личинки Polypterus, C,—взрослой Heptanchus. Сравнивая эти три рисунка видим, что почти симметричный плавник взрослого Polypterus (A) развивается из плавника типа унисериального архиптеригия, в котором метаптеригий (mpt.) значительно длиннее проптеригия (prt) и лучи на мезоптеригии (msp.) расположены постаксиально; у Heptanchus этот унисериальный архиптеригий выражен вполне типично.

Если это заключение верно, а, как мне кажется, факты говорят в пользу его, то естественно поставить вопрос о правильности того резкого разграничения между Crossopterygii и Actinopterygii, которое сделано Копом и его последователями, главным образом, на основании строения плавников. Вместе с тем становится весьма вероятным предположение, что Actinopterygii по строению своих парных конечностей представляют собой формы менее уклонившиеся от первичного типа, чем Crossopterygii.

Не вдаваясь в подробности, намечу, как по сумме наших теперешних сведений мы можем представить себе ход эволюции парных плавников Osteichthyes: весьма вероятно, что парные плавники общих предков всех Osteichthyes были построены по типу унисериального архиптеригия с недлинной осью и не особенно большим числом плавниковых лучей, расположенных на преаксиальной стороне плавников; плавники эти, как у эласмобранхий, были поставлены горизонтально по отношению к оси тела. Такой тип плавников существует у современных хрящевых ганоидов и существовал, по всей вероятности, у ископаемых Palaeoniscoidei [1]. При дальнейшей эволюции этого типа плавников у костистых рыб ось плавника редуцировалась, и в базальной части плавника осталось только некоторое число первичных плавниковых лучей.

Исходя из той же основной формы, т.-е. из унисериального архиптеригия, эволюция парных плавников Crossopterygii пошла в другом направлении, а именно, по пути образования бисериального архиптеригия сначала с короткой осью, а затем с длинной и членистой осью и лучами, расположенными по обеим сторонам этой оси; различные перечисленные нами выше формы Crossopterygii представляют отдельные этапы этой эволюции, разбирать которую в деталях не входит в задачи этой работы.

Мы перебрали, насколько это возможно в пределах короткой статьи, почти все части внутреннего скелета интересующих нас рыб, и на основании рассмотренных нами фактов можем сделать следующие выводы: 1) хрящевые ганоиды характеризуются большим числом примитивных признаков, которые сближают их с низшими акуловыми рыбами и никоим образом не могут быть объяснены гипотезой дегенеративного изменения; 2) хрящевые ганоиды большим числом признаков отличаются от Crossopterygii, Holostei и Teleostei, так что эти последние стоят, по сумме признаков, значительно ближе друг к другу, чем к хрящевым ганоидам.

Подробное исследование костных чешуй туловищной области и покровных костей черепа осетровых рыб и сравнение их с соответствующими образованиями других Osteichthyes показало мне, что чешуи и костный череп хрящевых ганоидов, с одной стороны,

---

[1]) Строения скелета плавников Palaeoniscoidei мы не знаем точно, но, по аналогии с Amia и Lepidosteus, можем предположить, что он был построен по этому типу.

имеют весьма примитивное строение, с другой—сильно отличаются от того, что мы встречаем у Palaeoniscoidei, Crossopterygii, Holostei и Teleostei. Результаты, к которым я пришел относительно осетровых рыб (Acipenseridae), можно кратко формулировать в следующих положениях.

1. Исследование строения и развития чешуй туловищной области осетровых рыб привело меня к заключению, что все разнообразные формы их чешуй представляют видоизменения одного и того же первичного типа, а именно ромбической костной чешуи с продольным медианным гребнем на поверхности; такие чешуи в почти неизмененном виде встречаются в хвостовой области их (рис. 4, A, C). Эволюция чешуй шла в направлении дифференцировки, т.-е. некоторые ряды чешуй увеличились, другие уменьшились, и при этом и те и другие претерпели весьма разнообразные изменения формы. Уменьшение отдельных групп чешуй едва ли можно принять за явление редукции, потому что параллельно уменьшению шло прогрессивное изменение формы, появление новых зубцов. К тому же типу видоизмененных костных чешуй с продольными гребнями сводятся большие покровные кости пояса передней конечности, т.-е. clavicula и cleitrum: совершенно несомненно, что эти кости представляют собой сильно разросшиеся чешуи, которые изменили свою величину и форму, но сохранили многие типичные для чешуй черты, например, продольные гребни, скульптуру и т. д. Отметим, что вероятной причиной их изменения является факт, что эти чешуи (кости), прилегая к частям хрящевого скелета, утратили свою подвижность. Fulcra и пластинки костных лучей парных и непарных плавников представляют собой также видоизмененные костные чешуи; большой костный шип, лежащий на переднем крае каждого грудного плавника, развивается путем срастания мелких чешуй с гребнями. Костные каналы в больших чешуях верхнего бокового ряда (рис. 4, C), сквозь которые проходят каналы боковой линии, образуются у осетровых рыб очень своеобразно: одна стенка канала боковой линии развивается путем разрастания продольного срединного гребня чешуи, а другая образуется путем разрастания и загиба базальной пластинки чешуи (рис. 4 D, E).

2. При исследовании чешуй туловищной области осетровых рыб (а также и костей головы) я не нашел следов образования космина или скелетной ткани, ему соответствующей. Гаверсовы каналы, присутствие которых весьма характерно для чешуй Crossopterygii

и Palaeoniscoidei, развиваются только в крупных чешуях осетровых рыб [1]).

3. На ранних стадиях развития костного скелета у осетровых рыб на каждом нёбноквадратном хряще закладываются, как самостоятельные окостенения, maxilla, praemaxilla и o. palatinum (рис. 4, G, H), которые на более поздних стадиях развития срастаются друг с другом, образуя o. maxillare autorum. Ни на какой стадии эмбрионального развития, ни во взрослом состоянии эти кости не вступают в соединение с элементами осевой части черепа: они связаны исключительно с palatoquadrátum (рис. 3, A).

4. Зубы развиваются у осетровых рыб на o. o. praemaxillaria, pterygoidea, parasphenoideum, dentale и, кроме того, на вентральных концах первой жаберной дуги.

5. O. parasphenoideum закладывается как широкое поверхностное окостенение в основании осевого черепа; впереди от него закладывается как самостоятельное окостенение непарный, не несущий зубов vomer aut., который едва ли можно гомологизировать с парными, несущими зубы, vomera Crossopterygii и Holostei.

6. Покровные кости осевого черепа осетровых рыб по их характеру и способу развития можно подразделить на две категории: 1) мелкие окостенения, развивающиеся в связи с базиростральным и посторбитальным отделами каналов боковой линии и представляющие собой костные пластинки, имеющие форму полуколец, окружающих эпителиальные каналы (o. o. basirostralia lateralia, o. o. postorbitalia mihi и косточки в перемычке между передним и задним обонятельными отверстиями); 2) покровные кости типа туловищных чешуй, представляющие собой плоские длинные пластинки с продольным гребнем посредине; последние подразделяются в свою очередь на: A) кости, строение которых изменено вследствие отношения к каналам боковой линии и в которых медианный гребень и часть костной пластинки образуют костные трубки, окружающие канал боковой линии (рис. 4, F) (o. o. frontalia lateralia, postfron-

[1]) Отсутствие космина едва ли можно объяснить редукцией, так как его нет и в толстых и плотных костях черепной крышки, покрытых хорошо развитой скульптурой: эти кости развивались несомненно в прогрессивном, а не в регрессивном направлении. Мы имеем мало оснований предполагать, что они сначала стали тоньше вследствие редукции поверхностного слоя космина, а затем снова стали делаться толще и покрылись скульптурой. Вероятнее предположение, что здесь плакоидные зубы, некогда покрывавшие поверхность костей предков Acipenseroidei, атрофировались, не испытав того сложного процесса метаморфоза, который у Crossopterygii и других примитивных рыб привел к образованию космина и его дериватов.

talia (pars dorsalis), supratemporalia, posttemporalia, dermosupraoccipitalia); B) кости, в которых строение, характерное для туловищных чешуй, почти не изменено (по крайней мере в молодом возрасте), т.-е. которые представляют собой костные пластинки приблизительно ромбической формы с продольным гребнем посредине (o. o. basirostralia medialia, rostralia dorsalia, frontalia medialia mihi, praefrontalia, supraorbitalia, suborbitalia mihi, postoccipitalia).

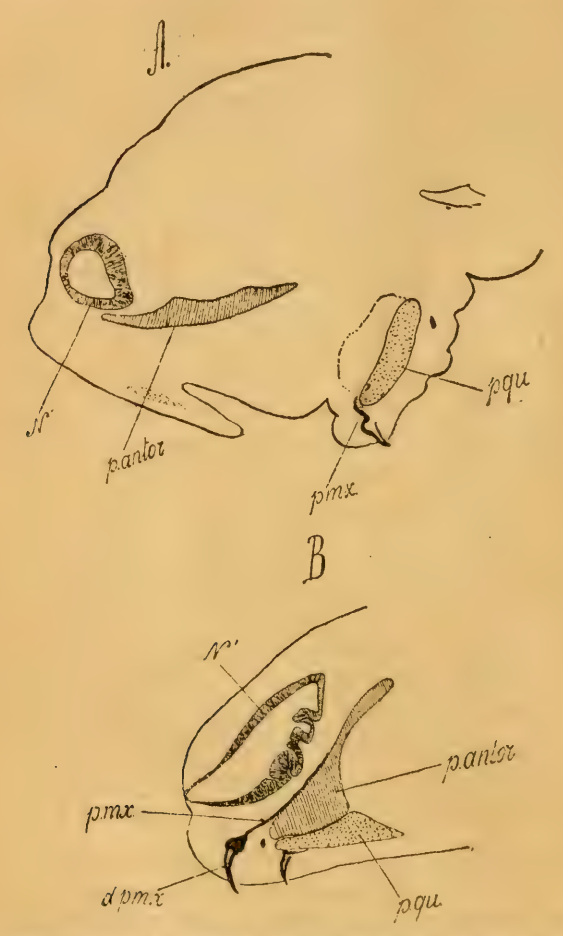


Рис. 3. A—сагиттальный разрез через переднюю часть головы поздней личинки Acipenser ruthenus; на этом рисунке видно, что o. praemaxillare (pmx) прикрепляется к palatoquadratum (pqu) с антеродорсальной стороны. Рис. B—представляет такой же разрез через переднюю часть головы поздней личинки Amia calva, на котором видно, что o. praemaxillare (pmx) налегает на переднюю часть осевого черепа, в данной области на proc. antorbitalis (p. antor.).

7. В черепе осетровых рыб во время онтогенеза происходят многочисленные срастания покровных костей, т.-е. многие окостенения закладываются как морфологически самостоятельные образования, но при дальнейшем развитии срастаются с соседними костями в одно генетически сложное целое; такими сложными костями являются: o. maxillare aut. (praemaxilla + maxilla + palatinum (рис. 4, H), o. parasphenoideum aut. (parasphenoideum + vomer aut.), o. o. frontalia (frontale mediale + frontale laterale mihi (рис. 4, F), o. postfrontale aut. (postfrontale + postorbitalia superiora mihi), suborbitale aut. (suborbitale mihi + postorbitalia in-

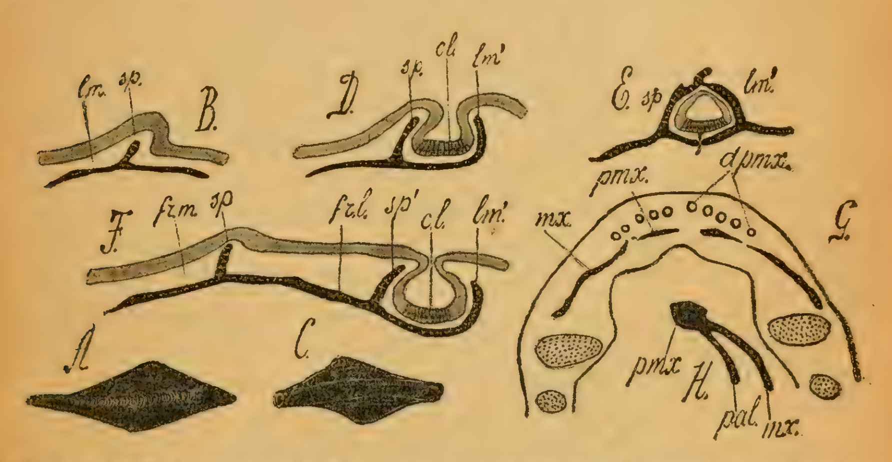


Рис. 4. A—H; A—костная ромбическая чешуя хвостовой области Acipenser ruthenus, с гребнем на поверхности; B—поперечный разрез через развивающуюся чешую туловища, на которой видно отношение гребня (sp) к пластинке чешуи (dm); C—ромбическая чешуя хвостовой области, сквозь которую проходит канал боковой линии; D—поперечный разрез через туловищную чешую бокового ряда, показывающий способ развития костного канала боковой линии посредством загибания гребня (sp) и края пластинки (lm.) вокруг развивающегося канала боковой линии (cl); E—разрез через развитую чешую боковой линии, где костный канал уже замкнулся. F—поперечный разрез через o. frontale aut. личинки Acipenser ruthenus на стадии, когда o. o. frontale mediale (fr. m.) и frontale laterale (fr. l). срослись между собой (место срастания обозначено пунктиром); на разрезе видны гребни обеих костей (sp, sp.), при чем гребень frontale laterale участвует в образовании костного канала боковой линии. При сравнении рис. B и D с F ясно видно сходство в строении костей головы и чешуй туловища. На рисункахъ B, D, E, F гомологичные части обозначены одинаковыми условными обозначениями. Рис. G представляет графическую реконструкцию (комбинацию нескольких фронтальных разрезов) головы личинки стерляди, на которой видны praemaxille (pmx), maxillae (mx.) и dentes praemaxillares (d. pmx) на стадии, когда они представляют самостоятельные окостенения и еще не слились друг с другом; на этой стадии o. palatinum еще не заложилась. На рис. H, представляющем o. maxillare aut. (praemaxillo-maxillo-palatinum mihi) взрослой стерляди, видны взаимные отношения сросшихся praemaxilla (pmx), maxilla (mx) и o. palatinum (pal.) друг к другу. Рисунки A—H все относятся к Acipenser ruthenus.

feriora mihi), dermosupraoccipitale aut. (dermosupraoccipitale dextrum + dermosupraoccipitale sinistrum mihi).

8. O. o. operculum, suboperculum и interoperculum развиты и имеют характер кожных чешуй. Что касается до praeoperculum, то его нет, и по всей вероятности, и не было у предков осетровых рыб.

Praeoperculum Crossopterygii и Holostei [1]), по моим наблюдениям, есть кость, образующаяся вокруг оперкулярного канала боковой линии точно так же, как у осетровых рыб образовались посторбитальные и некоторые другие окостенения; такого канала у осетровых рыб точно так же, как и у селахий, нет. Впереди от o. operculum, между этой костью и посторбитальными окостенениями, у осетровых рыб кожа покрыта густо расположенными мелкими чешуйками обычного для Acipenseridae типа. Принимая все эти факты в соображение, мы не имеем оснований думать, что у предков осетровых рыб была развита преоперкулярная кость, так как в таком случае нам пришлось бы предположить, что и нерв, и канал боковой линии, и окружавшая его кость бесследно редуцировались, и на месте их заново развились мелкие чешуи, которые, как мы видели, тоже развились путем целого ряда своеобразных вторичных изменений. Доказательств такого сложного процесса редукции и последующего новообразования чешуй мы не имеем, и поэтому я считаю предположение, что praeoperculum, как типичной кости черепа, у осетровых рыб никогда не было, гораздо более вероятным.

Анализ фактов, которые нам дает история развития костного черепа и чешуи туловищной области осетровых рыб, с полной несомненностью указывает на весьма примитивное строение этих систем органов: может быть здесь мы имеем перед собой костный череп, который более, чем какой-либо другой из известных нам типов черепов рыб, сохранил черты строения предков Osteichthyes. Не вдаваясь в подробности, укажу на некоторые из наиболее характерных особенностей этого примитивного строения в костном скелете хрящевых ганоидов.

Исследование костных чешуй осетровых рыб привело нас к выводу, что первичным типом чешуй, из которого развились все разнообразные формы чешуй хрящевых ганоидов, были костные

---

[1]) Развитие praeoperculum прослежено мной у Polypterus и Amia; у Lepidosteus praeoperculum представлен костью, которую В. К. Паркер обозначает как interoperculum: расположение каналов боковой линии показывает вполне ясно, что это обозначение неправильно и что мы здесь имеем настоящее praeoperculum Lepidosteus.

пластинки ромбической формы с продольным гребнем на поверхности; первоначально все эти чешуи были похожи друг на друга по величине и по форме и покрывали тело предков хрящевых ганоидов плотным панцырем, и только в области передней конечности очень рано произошла некоторая дифференцировка, приведшая к образованию покровных костей пояса, clavicula и cleitrum. Также очень давно дифференцировались чешуйки кожных лучей парных и непарных плавников (лепидотрихий) и fulcra.

Сравнение способа развития костей головы и туловищных чешуй приводит нас к интересным, в филогенетическом отношении, выводам. Мы нашли, что большинство покровных костей черепа закладывается совершенно так же, как туловищные чешуи, т.-е. в виде костных пластинок с продольными гребнями на поверхности, при чем многие из этих костей (например, suprarostralia и basirostralia medialia (Acipenser stellatus) сохранили и типическую для чешуй ромбическую форму. Костные каналы, в которых проходят каналы боковой линии, образуются на черепных костях совершенно так же, как на чешуях туловища. Факт, что многие кости черепа осетровых рыб суть сложные образования, которые первоначально закладываются как самостоятельные окостенения и затем сливаются с соседними костями, указывает вполне ясно на то, что число костей, покрывавших хрящевой череп предков Acipenseridae, было значительно больше, чем у современных форм, и в течение филогенетической эволюции сократилось. Из всех этих фактов мы можем вывести заключение, что у сравнительно близких предков хрящевых ганоидов вся голова снаружи была покрыта ромбическими чешуями, в общем вполне подобными чешуям туловищной области тела, при чем каждая такая чешуя на своей наружной поверхности несла продольный гребень. При этом на дорсальной поверхности головы был развит продольный срединный ряд непарных чешуй (о. о. mediodorsalia и mediorostralia), который составлял непосредственное продолжение среднего дорсального ряда чешуй туловища.

В истории развития мы находим вполне ясные указания на то, как из этого примитивного состояния развился костный череп хрящевых ганоидов в той форме, как мы его находим теперь: некоторые чешуи головной области разрослись и при этом изменили свою форму, другие слились с соседними чешуями и образовали костные

комплексы, наконец, третьи атрофировались. Резюмируя все сказанное о костном скелете хрящевых ганоидов, мы, на основании сходства в строении и расположении костей головы с чешуями туловищной области, которое вскрывается при изучении истории развития той и другой области, приходим к выводу, что костный череп хрящевых ганоидов имеет необычайно примитивный характер: он, так сказать, как бы остановился на ранней стадии эволюции.

Сопоставляя все перечисленные особенности костного скелета хрящевых ганоидов с соответствующими особенностями костного скелета [1]) Crossopterygii, Holostei и Teleostei, я прихожу к заключению, что 1) хрящевые ганоиды (Acipenseridae и, поскольку я могу судить по данным, имеющимся в литературе, Polyodontidae) и в этом отношении весьма сильно отличаются от Crossopterygii, Holostei и Teleostei; 2) что различия между Crossopterygii, Holostei и Teleostei значительно меньше, чем между всеми этими группами, взятыми вместе, и хрящевыми ганоидами. В прилагаемой таблице я сопоставляю признаки различия и сходства в строении хрящевого и костного скелета рассматриваемых нами групп рыб, чтобы дать читателю наглядное представление о степени их близости друг к другу.

Таблица 1.

Acipenseroidei [2]).	Crossopterygii и Holostei.
* 1. Trabeculae+cart. polares прирастают к parachordalia снизу, с вентральной стороны.	1. Trabeculae+cart. polares прирастают к концам parachordalia спереди, а не с вентральной стороны.
* 2. Parachordalia представляют собой длинные пластинки, которые своими передними концами плотно прилегают к хорде.	2. Передние палочковидные концы parachordalia довольно далеко отстоят от переднего конца хорды, так что в передней части хордального отдела эмбрионального черепа образуется фонтанель.

---

[1]) Я здесь касаюсь только покровных костей и чешуй; само собой разумеется, что присутствие и строение эндохондральных окостенений eo ipso увеличивает отмечаемую нами разницу между рассматриваемыми группами рыб.

[2]) На таблице признаки, сближающие хрящевых ганоидов с акуловыми рыбами, отмечены звездочкой (*), а признаки, которые сближают их с Notidanidae и Spinaceidae,—двумя звездочками (**).

** 3. Proc. palatobasales laterales хорошо развиты и служат для прикрепления palatoquadratum.	3. Proc. palatobasales laterales не развиты ни в эмбриональном состоянии, ни у взрослого животного.
** 4. Существует proc. palatobasalis medialis, образующий базальный угол.	4. Proc. palatobasalis medialis и базального угла черепа нет.
* 5. Обонятельные капсулы расставлены широко, настоящего septum nasale нет.	5. Обонятельные капсулы сближены; образуется тонкое и высокое septum nasale.
** 6. Впереди от обонятельных капсул образуется длинный rostrum.	6. Rostrum развит очень слабо или его нет.
* 7. Processi occipitales (medialis и laterales) развиты хорошо.	7. Processi occipitales (medialis и laterales) развиты очень слабо.
** 8. На поздних стадиях развития и во взрослом состоянии череп похож по общей форме на череп низших акул.	8. Общая форма хрящевого черепа на поздних стадиях развития сильно отличается от типа, наблюдаемого у селахий и хрящевых ганоидов; эмбриональные черепа Polypterus, Lepidosteus и Amia весьма похожи друг на друга.
** 9. Symphysis передних концов небноквадратных хрящей всегда есть; общая форма и положение небноквадратного хряща по отношению к осевому черепу у низших селахий и Acipenseridae сходны.	9. Symphysis palatoquadrati нет и концы небноквадратных хрящей довольно далеко отстоят друг от друга. Небноквадратные хрящи иной формы, чем у селахий и осетровых рыб.
** 10. Небноквадратный хрящ прикрепляется к осевому черепу в глазничной области (палатобазальный тип) при участии proc. palatobasalis lateralis. Связи с proc. antorbitalis нет.	10. Сочленения небноквадратного хряща с глазничной областью осевого черепа нет; palatoquadratum сочленяется с proc. antorbitalis черепа (квадранторбитальный тип).
* 11. Хвостовой плавник протоцеркального типа.	11. Хвостовой плавник метепицеркального типа.

* 12. Грудные плавники лежат горизонтально по отношению к оси тела.	12. Передний (преаксиальный) край грудного плавника поднят, так что плавник имеет косое положение по отношению к оси тела.
13. Есть самостоятельное хрящевое symplecticum, отчлененное от Hyomandibulare и соединяющееся с ним связками.	13. Самостоятельного хрящевого symplecticum нет.
14. Костные чешуи с продольным гребнем на поверхности не имеют поверхностного слоя космина. кожных зубов нет. Гаверсовы каналы развиты слабо. Чешуи туловищной области не образуют сплошного панцыря.	14. Чешуи у низших форм с хорошо развитым космоидным слоем; Гаверсовы каналы развиты хорошо; чешуи плотно соединены друг с другом и образуют панцырь.
15. Suprarostralia и basirostralia medialia многочисленны и представлены мелкими костями приблизительно ромбической формы, с продольными гребнями.	15. Suprarostralia и basirostralia нет.
16. Praemaxilla и maxilla соединены только с palatoquadratum, но не с осевым черепом.	16. Praemaxilla и maxilla соединены с этмоидной областью осевого черепа (рис. 3, В).
17. Кости черепа с продольными гребнями, которые участвуют в образовании каналов боковой линии.	17. Кости черепа без гребней, но у личинок развиваются продольные гребни, участвующие в образовании костных каналов боковой линии.
18. Vomer непарный и не несет зубов.	18. Vomera парные и несут зубы.
19. O. praeoperculare нет.	19. O. praeoperculare есть.
20. O. o. mediodorsalia развиты.	20. O. o. mediodorsalia редуцированы.

Из приведенной таблицы мы видим, что хрящевые ганоиды представляют собой группу весьма примитивных телеостом, которые в целом ряде признаков (1—11) приближаются к акуловым рыбам, а по некоторым признакам (3, 4, 6, 8, 9, 10)—специально к низшим акулам (Spinaceidae, Notidanidae); с этой точки зрения

старое обозначение их как Ganoidei Selachoidei, сделанное Бриджем (1878), является очень метким.

С другой стороны, мы из приведенной таблицы видим, что высказанное выше положение о том, что хрящевые ганоиды (Acipenseridae, Polyodontidae) весьма сильно отличаются от остальных телеостом, и что последние, т. е. Crossopterygii, Holostei и Teleostei, более близки друг к другу, чем к хрящевым ганоидам (Acipenseroidei Гудрича), верно. При этом различия между современными хрящевыми ганоидами и Crossopterygii, Holostei, Teleostei (а также признаки сходства между последними) касаются многих и весьма существенных особенностей организации (табл. 1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 15, 16, 19). В настоящей статье я касаюсь только частей хрящевого и костного скелета; отмечу, что мои исследования над рядом других органов приводят к аналогичным выводам.

На основании всех изложенных фактов я прихожу к заключению, что современное систематическое деление телеостом приходится признать неправильным и принять другое, а именно разделить всех телеостом на две крупные группы, а именно: на группу (1) *Chondrosteoidei*, обнимающую Chondrosteidae, Acipenseridae и Polyodontidae и на группу (2), заключающую в себе Crossopterygii, Holostei и Teleostei aut., для которой я предложил бы название *Holosteoidei*. При этом я не включаю Palaeoniscoidei в группу Chondrosteoidei, с которыми их обыкновенно соединяют (Трэквер, Смит Вудвард), и в этом заключается второе важное изменение, которое, как мне кажется, надо сделать в современной классификации рыб. Прежде чем перейти к разбору этого вопроса, позволю себе ответить на сомнение, которое может возникнуть у читателя относительно правильности только что предложенного мной изменения классификации рыб.

Совершенно естественно поставить вопрос о том, достаточно ли важны и существенны перечисленные нами признаки различия и сходства, чтобы оправдать необходимость предложенного нами изменения в системе, т.-е. соединения Crossopterygii, Holostei и Teleostei в одну большую группу Holosteoidei и противоположения этой группы одним Chondrosteoidei? Действительно ли различия между Chondrosteoidei и Holosteoidei (mihi) больше, чем между Crossopterygii и Actinopterygii aut.? При рассмотрении этого вопроса

мы должны вспомнить, что противопоставление Crossopterygii, как примитивной группы, остальным телеостомам (Actinopterygii), как более высоким формам, сделано на основании весьма небольшого числа признаков, из которых главными являются кроссоперигиальное строение грудных плавников и присутствие югулярных костей между ветвями нижней челюсти. Относительно грудных плавников напомню то, что нами было сказано о них выше: мы видели, что палеонтология не даст нам непосредственных доказательств в пользу гипотезы, что первичной формой плавников Osteichthyes является плавник, построенный по типу бисериального архиптеригия. У древнейших Crossopterygii наиболее распространенной формой плавников является плавник с довольно короткой, полукруглой базальной лопастью, вокруг которой, более или менее симметрично, расположены костные плавниковые лучи (лепидотрихии); эмбриологическое же исследование развития переднего плавника Polypterus, чрезвычайно похожего на эти плавники ископаемых Crossopterygii, показало, что симметричное расположение лучей, наблюдаемые у взрослого животного, суть явления вторичные: плавник типа Polypterus развился путем видоизменения унисериального архиптеригия с не длинной метаптеригиальной осью и преаксиально расположенными лучами, т.-е. типа, который мы в менее измененном виде находим у Acipenseridae, Polyodontidae, Holostei.

Сопоставляя эти факты, мы без всякой натяжки можем признать, что унисериальный архиптеригий с не особенно длинной осью был исходным типом плавников всех низших Osteichtyes и что из такого типа развились симметричные и бисериальные плавники Crossopterygii. Таким образом мы не имеем основания считать строение плавников Crossopterygii возражением против принятой нами классификации и вытекающих из нее филогенетических выводов.

Что касается до югулярных пластинок, то соображения, которые приводит относительно них Тэт Реган (1904), кажутся мне весьма убедительными: он указывает, что у Chondrosteus, Palaeniscoidei, Crossopterygii и Holostei существуют бранхиостегальные лучи в виде налегающих друг на друга костных пластинок, расположенных в два ряда между ветвями нижней челюсти с вентральной стороны жаберного аппарата; спереди оба ряда пластинок соединены непарной медиальной пластинкой (intergulare). С своей стороны я замечу, что эти бранхиостегальные пластинки я склонен

считать за несколько видоизмененные костные чешуи. Наиболее примитивное расположение этих бранхиостегальных пластинок, по Тэт Регану, мы находим у Palaeoniscoidei[1]); исходя из этого типа строения, эволюция этих пластинок пошла в двух направлениях, а именно, в направлении Crossopterygii, у которых путем увеличения передних пластинок образовались типичные jugularia (gularia), и в направлении Holostei и Teleostei, у которых развились бранхиостегальные лучи обычного типа. Таким образом тип строения югулярных пластинок Crossopterygii, точно так же как и строение их плавников, является не первичным, а вторичным видоизменением более примитивного типа, находимого нами у Palaeoniscoidei и Chondrosteus. Мы видим, следовательно, что главные аргументы, говорящие за очень большую примитивность Crossopterygii[2]) и за проведение резкой границы между ними и Actinopterygii aut., при современном состоянии наших сведений отпадают, и таким образом основные возражения против предложенной нами классификации устраняются.

Обращаясь к поставленному нами выше вопросу об отношениях между Acipenseroidei (Acipenseridae, Polyodontidae, Chondrosteidae) и Palaeoniscoidei (Palaeoniscidae, Platysomidae, Catopteridae), напомню, что сближение этих двух групп сделано Трэквером (1872), главным образом, на основании сходства, которое, по его мнению, существует между Palaeoniscidae и Polyodontidae. Внимательный разбор признаков, на основании которых Трэквер соединил эти две группы, приводит к мысли, что его данные едва ли могут быть признаны достаточными. Не даром Гудрич (1909) замечает, что сближение это покоится на «slender evidence». Трэквер принимает в расчет следующие главные признаки сходства между Palaeoniscidae и Polyodontidae: присутствие и строение fulcra; существование нередуцированной хорды; отсутствие у тех и других ребер; сходное расположение скелетных элементов хвостовой области; факт, что число кожных лучей непарных плавников больше числа птеригиофор; существование двух рядов птеригиофор в спинном плавнике; сходное расположение костей пояса передней конечности; отсутствие сочленения между operculum и hyomandibulare; косое положение hyomandibulare; сходное положение глаз;

[1]) Так же расположены они у Chondrosteus.

[2]) Во избежание недоразумений отмечу, что я считаю Crossopterygii за очень низко стоящую группу и возражаю, главным образом, против тенденции выводить из них всех остальных рыб.

сходство в общей форме небноквадратного аппарата. При более внимательном разборе этих, на первый взгляд весьма многочисленных признаков сходства, оказывается, что большинство из них является общими не только для Acipenseroidei и Palaeoniscoidei, но и для целого ряда других групп рыб, так что на основании их трудно сближать только эти две группы. Так fulcra имеются не только у означенных рыб, но и у Amioidei и Lepidosteoidei; хорда хорошо развита и у низших Crossopterygii; что касается до отсутствия ребер, то этот признак едва ли может быть признан имеющим значение, так как ребра хорошо развиты у осетровых (Acipenseridae) рыб и у форм, стоящих выше Palaeoniscidae; хвостовой плавник имеет примитивное строение и у низших Crossopterygii; то же можно сказать о соотношении между кожными плавниковыми лучами и птеригиофорами: в этом отношении Palaeoniscidae сходны с Crossopterygii; два ряда птеригиофор существуют не только у разбираемых групп, но и у других форм (Amioidei, Lepidosteoande). Что касается до таких признаков, как косое положение hyomandibulare и сходное положение глаз, то едва ли их можно принимать в соображение при классификации крупных систематических групп. Таким образом мы не находим почти ни одного признака, который был общ **только обеим рассматриваемым группам рыб** (Acipenseroidei, Palaeoniscidae) и поэтому приходится согласиться с Гудричем, что сближение Palaeoniscoidei с Acipenseroidei и тем более соединение их в одну систематическую группу является весьма мало обоснованным.

С другой стороны, разбирая строение костного скелета Palaeoniscoidei, мы находим совершенно ясные доказательства того, что они относятся не к Chondrosteoidei, а ко второй из установленных нами групп, т.-е. к Holosteoidei; приведу здесь некоторые из признаков, на основании которых я пришел к этому заключению. У Palaeoniscidae, поскольку можно судить по сохранившимся частям скелета головы (Трэквер, 1872, т. I, рис. 3), небноквадратный аппарат причленяется не в глазничной области, а в этмоидной (ср. п. 10, т. I.); symphysis передних концов небноквадратных элементов. т.-е. palatopterygoidea (Трэквер, т. 1, рис. 3), **нет** (ср. п. 9, т. 1.); praemaxilla соединяется весьма плотно с этмоидной областью, а не с небноквадратным аппаратом (Трэквер, т. I, рис. 8, 11) (ср. п. 16 т. 1.); o. o. rostralia нет и вместо них существует одно непарное большое o. ethmoideum (Трэквер, т. I, рис. 8, ср. п. 15); есть хорошо развитое o. praeoperculum, вполне типичное по форме и поло-

женію (ср. п. 19, т. 1.); hyomandibulare Palaeoniscidae по форме, положенію и степени окостененія весьма похоже на hyomandibulare Polypterus; самостоятельного symplecticum, соединенного связками с hyomandibulare, нет (ср. п. 12 т. 1.); общее расположеніе костей черепа Palaeoniscidae чрезвычайно напоминает расположеніе костей у Crossopterygii (Palaeoniscus, Nematoptychius, Rhisodopsis, Eustenopteron). Гудрич (1907), подробно изучившій гистологическое строеніе современных и ископаемых рыб, находит, что по структуре чешуй Palaeoniscoidei и Polypteridae чрезвычайно близки друг к другу, так что он относит их чешуи к палеонискоидному типу.

Мне кажется, что эти факты решают вопрос о систематическом положеніи Palaeoniscoidei в вполне определенном направленіи: их приходится отделить от Acipenseroidei и отнести к Holosteoidei mihi. Вопроса о том, куда их поместить среди последних, я здесь разбирать не буду: только отмечу, что они представляют несомненно весьма примитивную группу рыб.

На основаніи всего изложенного, классификація низших телеостом представляется нам в следующем виде: подкласс Teleostomi распадается на два отдела (divisions), равноценных в таксономическом отношеніи, но весьма неодинаковых по объему, а именно на отдел I. Chondrosteoidei (Ganoidei Chondrostei s. Selachoidei) и отдел II. Holosteoidei. Отдел Chondrosteoidei представлен одним отрядом Acipenseroidei (Fam: Chondrosteidae, Acipenseridae, Polyodontidae); в отдел Holosteoidei входят отряды Osteolepidoti, Coelacanthini, Polypterini, P a l a e o n i s c o i d e i , Amioidei, Lepidosteoidei, Teleostei. В разбор весьма сложного вопроса о том, как относятся друг к другу отряды, образующіе вместе отдел Holosteoidei, и следует ли, в связи с изложенными в настоящей работе фактами и соображеніями, внести в общепринятую классификацію некоторые измененія, я здесь входить не буду, так как вопрос этот требует самостоятельного и подробного обсужденія.

Само собой разумеется, что факты, которые мы изложили в настоящей работе, и те измененія, которые на основаніи их мы внесли в классификацію рыб, имеют значеніе для нашего представленія об эволюціи рыб и об филогенетических соотношеніях между отдельными группами; эти выводы мной сделаны, но изложеніе их я откладываю до другого времени.

Общие обозначения для всех рисунков.

Cl.—канал боковой линии.
C. M.—cart. Meckeli.
Cr. h.—ceratohyale.
d. pmx.—dentes praemaxillares.
fr. l.—o. frontale laterale.
fr. m.—o. frontale mediale.
hm.—hyomandibulare.
lm.—пластинка костной чешуи.
lm¹.—часть пластинки, загибающаяся для образования канала боковой линии.
mpt.—metapterygium.
msp.—mesopterygium.
mx.—o. maxilla.
N.—capsula nasalis.
N¹.—обонятельная ямка.
pal.—os palatinum.
p. antor.—proc. antorbitalis cranii.
p. b. l.—proc. palatobasalis lateralis cranii.
p. b. m.—proc. palatobasalis medialis cranii.
p. m. x.—o. praemaxillare.
p. qu.—palatoquadratum.
p. orb.—proc. orbitalis palatoquadrati.
pr. p.—propterygium.
rost.—rostrum.
sp.—костный гребень чешуи resp. покровной кости черепа.
sth.—stylohyale.
sym.—symplecticum.

Резюме.

На основании исследования строения и развития хрящевого и костного скелета Acipenseroidei (Acipenser, Scaphirhynchus), Holostei (Amia, Lepidosteus) и Crossopterygii (Polypterus) и сопоставления результатов этих исследований с теми данными, на которых базируется современная классификация Osteichthyes, я пришел к выводам, которые до известной степени изменяют эту классификацию. По современным взглядам, хрящевые ганоиды (Acipenseroidei) вместе с Palaeoniscoidei образуют одну группу, так называемые Chondrostei, которая представляет собой низшую группу отдела Actinopterygii; последние противополагаются Crossopterygii. которые признаются наиболее примитивной группой среди всех телеостом. На основании своих исследований, я прихожу к следующим выводам: 1. Acipenseroidei в строении своего хрящевого скелета сохранили такое количество примитивных признаков,

что они представляют собой группу Osteichthyes, наиболее приближающуюся к селахиям, и в частности к низшим селахиям (нотиданидам и спинацеидам). Строение и развитие их костного скелета, в особенности черепа, указывает также их примитивность. 2. Различия между Acipenseroidei (fam. Chondrosteidae, Acipenseridae, Polyodontidae) и Crossopterygii + Holostei + Teleostei, взятыми вместе, настолько значительны, что эти две группы в системе приходится противоположить друг другу, как таксономически равноценные группы. 3. Crossopterygii, Holostei и Teleostei отличаются друг от друга значительно меньше, чем от Acipenseroidei, так что, противополагая их последним, их необходимо соединить в одну общую большую группу, которую я предлагаю назвать Holosteoidei, обозначив Acipenseroidei (Chondrosteidae, Acipenseridae, Polyodontidae) как отдел Chondrosteoidei. Различия между Crossopterygii и Actinopterygii, основанные в значительной степени на разнице в строении их плавников, при современном состоянии наших сведений об эволюции плавников рыб, особенно благодаря работе Бёджетта о Polypterus, является не столь существенными, чтобы на основании их проводить то резкое различие между Actinopterygii и Crossopterygii, какое проводилось до сих пор. 4. Детальное сравнение скелета Palaeoniscoidei и Acipenseroidei заставляет меня отделить Palaeoniscoidei от Acipenseroidei и включить их в группу Holosteoidei.

Таким образом я прихожу к выводу, что подкласс телеостом распадается на два равноценных в систематическом отношении, но весьма неодинаковых по объему отдела, а именно на отдел Chondrosteoidei (Ganoidei chondrostei s. selachoidei) и отдел Holosteoidei, и классификация телеостом представляется в таком случае в следующем виде:

S. cl. Teleostomi.
Div. A. Chondrosteoidei
Ord. I. Acipenseroidei
Fam. 1. Chondrosteidae
» 2. Acipenseridae.
» 3. Polyodontidae.
Div. B. O. Holosteoidei [1]).
Ord. I. Osteolepidoti.
» II. Coelacanthini.

---

[1]) Систематических взаимоотношений отдельных групп, входящих в отдел Holosteoidei, я в этой статье не касаюсь.

Ord. III. Polypterini.
» IV. Palaeoniscoidei.
» V. Amioidei.
» VI. Lepidosteoidei.
» VII. Teleostei.

The place of the cartilaginous Ganoids in the System.

By A. N. Severtzoff.

Or. member of the Russia Academy of Sciences.

Summary.

My investigations, concerning the structure and development of the cartilaginous and bony skeleton of the Acipenseroidei (Acipenser, Scaphirhynchus), Holostei (Amia, Lepidosteus) and the Crossopterygii (Polypterus), and the comparison of the results of my research, with the facts on which the modern classification of fishes is based, brought me to a conclusion, which, partly, changes this classification. The modern point of view is, that the cartilaginous Ganoids (Acipenseroidei) with the Paleoniscoidei together form one group (the so called Chondrostei), which represents the lowest group of the Actinopterygian division; this last is opposed to the Crossopterygii, which is supposed to be one of the oldest group among the Teleostomi:

On the foundation of my research I came to the following conclusions:

1. The Acipenseroidei have retained such a quantity of ancient features in the structure of the cartilagionous skeleton that they really represents a group of Osteichtyes, which is extremely near to the Selachii and also partly to the lowest Selachians (the Notidanidae and Spinaceidae).

The structure and development of the bony skeleton and especially of their bony scull proves also their primitivity (the simplicity of their organisation can not be explained by reduction).

2. The difference between the Acipenseroidei (fam: Chondrosteidae, Acipenseridae, Polydontidae) and the Crossopterygii+Holostei+Teleostei taken together, is great to such an extent, that those two groups ought to be opposed one another in the system, as taxonomical equal groups.

3. The difference between the Crossopterygii, Holostei and Telostei is far smaler then the difference between them taken together and the Acipenseroidei.

By the opposition of those two groups one to another the Crossopterygii, Holostei and Teleostei ought to be ranged in one big group, which I advise to name the division of Holosteoidei; the Acipenseroidei form then a division of Chondrosticodei (of equal value to the Holosteoidi). The difference between the Crossopterygii and Actinopterygii is mostly based on the structure of the pectoral limbs; the contemporary state of our knowledge of the evolution of the paired fins (especially thanking the investigations of J. S. Budgett (1907) on Polypterus) schowes that these differences are not of such importance, that a radical distinction between the Crosssopterygii and Actinopterygii ought to be imposed, which has been done till now.

A detailed comparison of the Paleoniscoidei and the Acipenseroidei forced me to separate the Paleoniscoidei from the Acipenseroidei and include them into the group of the Holosteoidei.

Finally, I came to the conclusion that the subclass Teleostomi consists of two groups, equal in their systematical value, but very different in their volume; namely of the division Chondrosteoidei (= Ganoidei chondrostei s. Selachoidei) and of the group Holosteoidei.

The classification of the Teleostomi can be represented in the following manner:

S. cl. Teleostomi.

Div. A. Chondrosteoidei.

Ord. I. Accipenseroidei.
Fam. 1. Chondrosteidae.
Fam. 2. Acipenseridae.
Fam. 3. Polyodontidae.

Div. B. Holosteoidei[1]).

Ord. I. Osteolepidoti.
II. Coelacanthini.
III. Polypterini.
IV. Palaeoniscoidei.
V. Amioidei.
VI. Lepidosteoidei.
VII. Teleostei.

[1]) I do not mention in this paper the systematical relations of the different groups which enter in the division of the Holosteoidei.

The segmentation of the head mesoderm of the amphibians.

B. Matveieff.

From Inst. of Compar. Anatomy, University of Moskow.

Prelimenary Note.

Four figures.

We may consider nowadays as generally adopted the view that the head mesoderm of the vertebrates devides into a series of segments in their main features homodinamic with the trunk somites. After a multiplicity of debates called forth by this question at the end of the XIX century and based on the study of a great variety of different animals, the mesomeric character of the head is now generally recognized.

As far as these questions are concerned the amphibians are the least well known group. Though A. Goette, while studying the development of Bombinator, described in the head already in 1875 a range of segments, extending forewards far beyond the auricular vesicle, those who studied the metamerism of the head of the amphibians have paid their principal attention to the occipittal region of the head, without giving a general description of the process of segmentation of the mesoderm.

Only miss Platt decribed in 1894, when studying Necturus, the head somites of an amphibian, but she examined the development of the mesoderm only by the by, studying chiefly that of the ectoderm, and did not give a full picture of the segmentation of the head mesoderm.

The development of the head mesoderm and in general the metamerism of the head of the amphibians has been fully analyzed only by H. Marcus in 1908-9 and 1910 on the Gymnophiona. He studied in detail the development of the metamer organs of the head of the

amphibians, described on hypogeophis a complete series of head somites and compared them with other organs. The Gymnophiona represents, however, a group which differs much from the typical amphibians, wherefore I have thought a study of other amphibians necessary.

An other consideration had forced me to choose the amphibians as an object of investigation. The investigations of miss Platt (1894) and H. Marcus (1910) showed, that the amphibians have no head cavities, an instance which changes the structure of the anterior head somites by the Elasmobranchii, Accipenseridae and Sauropsidae; it is also probable that a clear picture of the headmesoderm segmentation is subsequently possible to be found by the study of the Amphibians.

Before giving a description of the development of the head mesoderm in the amphibians it is necessary to choose a criterion of the numeration and characteristic of a the somites.

Comparing the general picture of the development of the mesoderm in head and trunk, we see that in the head the normal process of segmentation is additioned by a series of processes, wich are interfering with the typical formation of the somites. In his 23-d and 24-th (1905) papers about the development of the head of vertebrates Dohrn dwells minutely upon these processes in the sharks and D. Filatoff (1908) examines this question, basing upon his studies on the development of the mesoderm in the turtles. In my paper about the metamerism of the head of the selachii this subject has been likewise touched by me (Matveieff 1915 [1]).

Compared to the fishes and cyclostomes the desturbance of the process of development of the somites is much more evident in the amphibians then in a group of higher forms. The degeneration of the somites or, more correctly of the myotomes, begins very early, in the preotic region, so that no such separate portions of mesoderm, containing cavities, are produced in the head, as by the aquatic vertebrates.

We clearly see on the reconstruction of the axolotl embryo (fig. 3), how strong the influence of the different organs, developing in the head, affects the process of formation of the somites. Not farther than in the occipital region the big vestidge of the vagus and gloss-

[1]) B. Matveieff. De la mesomérie de la tête des Selaciens. «Journal de la Section Zoologique de la Société Impérial des Amis des Sciences Naturelles d'Anthropologie et d'Ethnographie». Nouv. Série I, II, Nr. 5. Moscou, 1915.

opharyngeus (N. Vg. and Gl.) strongly compress the occipital somites lying underneath them, causing the walls of the somites to degenerate into mesenchyma and impending the formation of cavities in them. The rudiments of the ear (Au), of facialis and trigeminus (N. Fa and N. Tr.) the incrteased volume of the brain and its foldings sinnosity on the dorsal side, and the rudiments of the gill pouch on the ventral side of the somites—all these factors cause the limits between the segments and a still earlier degeneration of the head somites into mesenchyma.

It is, therefore, impossible to make use of the criterion, on wich most of the investigators have been basing their considerations about the number of the head somites in one case or onother, i. s. the exterior division of the mesoderm into somites and the presence of cavities in these.

It seems to me, equally, impossible to determine the number of the segments of the gill—pouches, as some investigators (Houssay. 1890) have done. The study of the mesomerism in the sharks has shown me, that the gill-pouches arise without a difinite relation to the segmentation of the somites and cause a division of the mesoderm into parts not homodynamic with the trunk somites.

It is necessary to find out some other charakteristical features for the characteristic of the head somites, such one, which might belong to these as well as to the somites of the trunk and might be found in the head in spite of the secondary processes, interfering with the regular development of the somites.

The foregoing considerations have made me enter upon a minute comparison of the head and trunk somites and try to discover there the characteristic features, which might enable us to distinguish a segment of the head. My observation of charks (Matveieff, 1915) had allowed me to notice in the head somites the peculiarity, that in spite of the reduction of the myotomes the sclerotomes not only are preserved, but even develop progressively. Maurer (1892) described in the trunk somites of amphibians the vestidge of a sclerotome, having (as is the case with the sharks) the shape of a process of the somite turned to the noto—chorda with a cavity in it. During my

studies of transversal section on axolotl embryos (Siredon pisciformis) I also found in the trunk similar vestidges (Anlage) of sclerotomes. Forwards, the sclerotomes can be seen, likewise in the somites of the head. Already in the occipital ones, where under the influence of the compression by the ganglia of the vagus and glossopharyngeus, the myotomes are much reduced and the main part of each somite is occupied by the vestidge of the sclerotome.

In the preotic region this process goes even farther: The myotomes are reduced to a small group of cells lying on the sclerotome, which not being compressed dorsally by the myotome, grows gradually and gains the aspect of a separate vestidge, frequently with a cavity in its interior. The vestidge of sclerotomes can be noticed in all parts of the preotic mesoderm till its foremost end.

This separation of the sclerotomes and their preservation in the head where the growth of the skeleton (the skull) attains the most powerful development is quite comprehensible and very important. In spite of the reduction of the myotomes the sclerotomes in earlier stages preserve the division of the mesoderm into somites, allowing to reconstruct the picture of the segmentation of the head mesoderm, wich is infringed by the degeneration of the myotomes.

During the further development of the embryo the sclerotomes of the trunk degenerate into a shapeless mesenchyma. The same process takes place in the head, so that in order to reconstruct the segmentation of the mesoderm it is necessary to make use of the early stages of development, where the sclerotomes have not yet degenerated into mesenchyma. In those cases, when the sclerotomes develop independently, without any dorsal pressure from the myotomes, they keep for a longer time the aspect of separate formation disposed segmentally.

There arises, however, the question, whether the number of the sclerotomes at the moment of their separation from the somites corresponds with that of the somites. Let us return again to the trunk somites. Fig. 1 represents a sagittal section of an axolotl embryo, showing 8 typical somites in the post-otical region. The first five post-otical somites (Fig. 1) from the medial side are lying near to the noto-chord and the neuraltube, so that only the sclerotomes of the somites have found their place of the section somites (the situation of the myotomes is marked by an outline); some isolated cells adjacent to the sclerotomes have found their place on some of the somites (see the drawing). The cavities in the myotomes are marked

by dotted lines. By the examination of the sclerotome of a somite we notice, that every sclerotome allows more or less clearly to observe a further important differentiation. Under each myotome lies a non-homogeneous agregation of celles, which is differentiated into two separate formation. This duplicity of the sclerotomes can be noticed in every somite, and it is most distinct in the moment of separation of the sclerotome from the somite; afterwards, when the degeneration of the sclerotomes begins, in diminishes in evidence, and finally disappears entirely. As the somites do not arise simultaneously but



Fig. 1. Sagittal section of the anterior part of the trunk of an axolotl (Siredon pisciformis) embryo with 8 somites. Explanations behind the text (p. 50).

gradually, on both sides from the firstly formed somite, other somites appear forewards and backwards. The duplisity of the sclerotomes is subsequently not equally evident in the adjacent somites. In the given stage of development the duplicity of the somites is the most distinct in the 3-d and 4-th of the postotic segments.

When we remember that in the further development the skeleton is also diplospondilic and the upper and lower arches of the vertebral colomn are double in each segment, we must acknowledge that the aforesaid diplospondlylism of the sclerotomes presents a great morphological interest. This showes how deeply the diplospondylisim roots in the development of the segmental organs of the animal. It is interesting. that the duplisity of the sclerotomes arises

in the head on an early stages, in the development of the skeleton on account of secondary process of differentation.

I wish to remind that a similar phenomenon of diplospondylism of the sclerotoms has also been described by me in my paper about the selachians (Matveieff, 1915). In this fishes the sclerotomes arise in the head, as well as in the trunk in shape of two mesodermic centres on each somite, and this position of the sclerotomes allowed me to recognize there the true segmentation of the mesoderm, and to give my interpretation of the diversity of opinions which existed in the literature on account of the number of the head metameres.

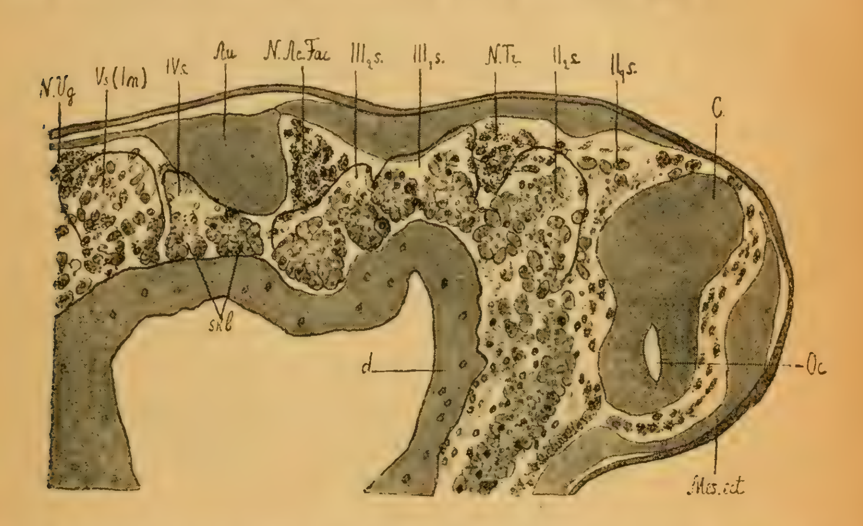


Fig. 2. Sagittal section of the head of an axolotl (Siredon pisciformis) embryo with 11 somites. Explanation behind the text (p. 50).

Turning now to the head mesoderm of the amphibians, where the sclerotome (as it is shown by the transversal sections) is forming the principal part of the segmented mesoderm, we are allowed to expect to find also in the head a double vestigde of the sclerotomes. Fig. 2, represents a section of the head of an Siredon embryo of a somewhat later stage than that on the preceding figure, with II somites.

The section passed more laterally than on fig. 1, so that, besides the mesoderm, brain (C) and digestiv tract (d), the section included the auricular vesicle (Au) and the ganglia of acustico-facialis and trigeminus (N. Ac-Fac and N. Tr.). What concernes the mesoderm we see that above the pharynx, some clusters of cells, which when compared with the preceding figure (fig. I), may easily be recognized

as double vestidge of sclerotomes. The myotomes are also designed by an outline. On the given figure (Fig. 2) the postotic somites have been sectioned in a more lateral direction than on fig. I. wherefore the sclerotomes are less distinctly seen than on more medial section. Close to the first postotic somite (V 5—1 m) above the intestine there are situated two groups of cells, and dorsally from these are disseminated cells of the myotome, degenerating in its upper part. In the somite lying underneath the ear (IV S) the anterior vestidge (Anlage) of the sclerotome is clearly seen, while the posterior is much less visible on this section. Above the sclerotome there is also a cluster of loose cells representing a degenerating myotome.

More proximally between N. facialis and N. trigeminus we see four vestidges of sclerotomes belonging to pre-otic somites. Their characteristic will be given, when I pass to the examination of the reconstruction of this stage; I have indicated the diplospondylism of the sclerotomes in head and trunk only to show the correlation of the process in both.

Thus the comparison of the somites of head and trunk has allowed us to find out a distinctive characteristic feature common to these both formation.

Notwithstanding the reduction and degeneration of the myotomes, there remain in the head a segmentation of the sclerotomes; each of the sclerotomes is schowing (besides the general division into somites) a double diplospondylic structure. In the head the duplicity of the sclerotome is just as evident as in the trunk, and appears as the principal distinctive feature of the segmetation of the head mesoderm.

Going now over to the questoin of the homology of the somites of the amphibians with those in other vertebrates and to the numeration of the somites in the head on the ground of the aforesaid criterion, I shall begin with the determination of the occipital somites. Sewertzoff (1895) determines the situation of the first occipital segment in Siredon (p. 58 from above) in the following manner: «The first segment is situated in front of the ganglionar process of vagus between it and the auricular vesicle». On fig. 3 schowing the reconstruction of a Siredon embryo with II somites, i. e. nearly of the same stage as the one described by Sewertzoff, we see the occipital segments.

In front of the ganglionar process of the N. vagus (N. Vg.) and covered by it from behind [separated from the anterior segment by the ganglia of N. glossopharyngeus (N. Gl.) and the auricular vesicle (Au)], lies the first segment with a developed myotome (V. s. I. m.). Under the myotome, on a level with the neural tube on the internial side of the somite we see the double vestidge of a sclerotom. On fig. 2 we see its situation in the section.

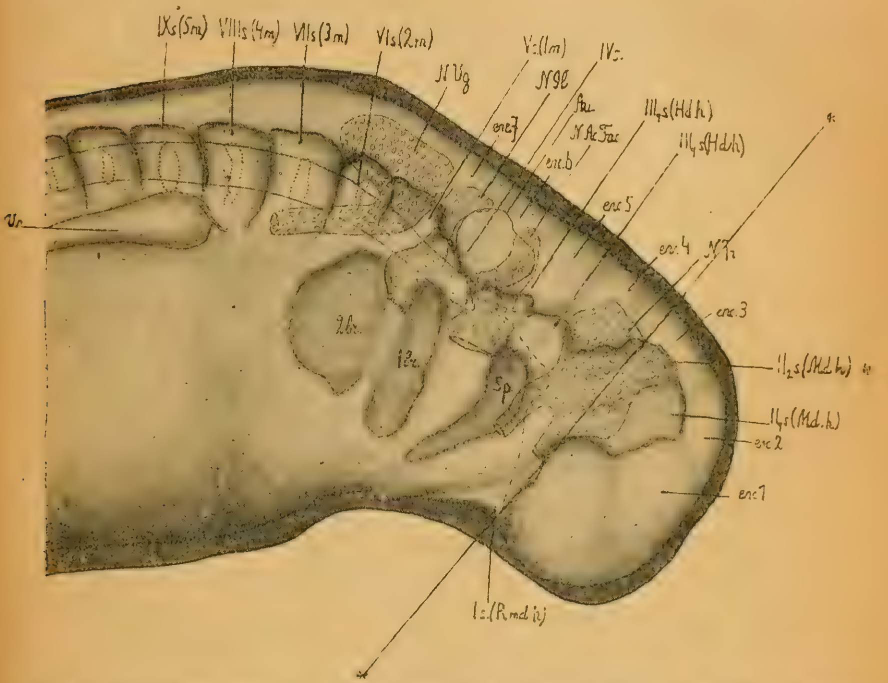


Fig. 3. Graphic reconstruction of the head of an axolotl (Siredon pisciformis) embryo with 11 somites made after sagittal section. The figure represents of the mesoderm, brain, nerves and other organs exteriorly after the removal of the ectoderm. Explanation behind the text (p. 50).

If we compare the situation of this somite with the situation of the fifth somite V. s. by van-Wijhe in the selachians [1]) we see that the situation of the first myotome by the amphibians and that of the V somite of the sharks are quite identical. Both lie behind

[1]) Vide the description of the fifth somite (Van-Wijhe) following authors: 1) on p. 220 of my paper about the metameres of the shars (Matveieff, 1915) and fig. 6 and 8 in Pristiurus and Torpedo in the same paper; 2) the determination of the V somite of the lamprey by Koltzoff, p. 121 (1901).

the auricular vesicle, between vagus and glossopharyngeus, above the visceral pouch (2 br).

By the axolotl the more proximal segmentation of the mesoderm had not been described. On the section (fig. 2) we see in front of the described somite under the auricular vesicle, behind the N. acustico facialis (N. Ac. Fac.) a double vestidge of a sclerotome with a reduced myotome. The reconstruction (fig. 3) shows that the general shape of the mentioned vestidge (IV. S) retains traces of a division into two parts. The whole somite is situated underneath the auricular vesicle between N. glos. and acustico-facialis and above the second visceral pouch (I br.) i. e. occupies the place of van Wijhe's IV somite of the sharks and lampreys. Van Wijhe's IV somite of the amphibians has, as we have seen, entirely lost its myotome under the pressure of the auricular vesicle; only the double sclerotome allows to determine here the existence of a segment of mesoderm.

In front of the IV somite between n. facialis and trigeminus by the sharks lies van Wijhe's hyoid or III head cavity. The study of the development of this formation in the Selachians on ground of the double vestidges of the sclerotomes, has led me to the conclusion, that the hyoid cavity or van Wijhe's III somite does not consist of one somite as van Wijhe (1882), Hoffmann (1896), Neal (1898, 1914), Koltzoff (1901), Ziegler (1908, 1916) and others thought, but of two mesodermic segmentes, fused together in the course of their development. A confirmati n of my opinion of this point is to be found in the presence of a doudle rudiments (Anlages) of the sclerotomes in shape of four agregations of mesodermic cells (Matveieff, 1915, fig. 6, 7 and 8). By the am hibians we can also see in the section of fig. 2 between the N. N. facialis (N. Ac. Fac.) and trigeminus (N. Tr.) two sclerotomes in the shape of four clusters of mesordermic cells. On the reconstruction (fig. 3) the common form of hyoid cavity allows to notice in spite of the considerable reduction of the myotomes the ext rnal division into two separate somites, which on fig. 2 has been by on outline. The degeneration of the myotomes in the described somites allowed the division of the sclerotomes into double westidge to appear in a general shape in the hyoid cavity, as seen on the reconstruction (fig. 3), when looked from outside.

As van Wijhe numeration has generally been accepted by the students of the metamerism of the head, I do not propose my own numeration of the segments, beginning with the first somite, but only

design the two somites of the hyoid head cavity, as the anterior and posterior somites, or as the III_1, and III_2 somites of van Wijhe's third head cavity. The truth might even be, that by the amphibians no head cavity is formed here, and that only the typical correlation with the surrounding organs allows to homologize the above mentioned somites with the III head cavity of the Selachians.

A very much developed vestidge wich is homologic to the mandibular cavity of the other vertebrates (II_2 and II_1), is situated, dorsally, close in front of the somite III (fig. 3). Being compressed ventrally by the spiracular visceral pouch (sp.) dorsally by the brain and the large ganglion of the N. trigeminus (N. Tr.), which covers it nearly entirely, the mondibular cavity appears in this stage of development still more deformed than the preceding somites. In consequence of the formation of the cephalic flexure, the myotomes of this cavity, wich follow this flexure of the brain are stretched in the dorsal direction. They have already degenerated into the mesenchyma, and the limits between the segments are scarsely visible. In order to get a better understanding what the large mandibular cavity represents, it is necessary to take the earlier stages. In this preliminary communication I abstain myself from giving the respective drawings, hoping to do it so in the future.

By the selachians (Matveieff, 1915, fig. 7 and 8) the diplospondylic sclerotomes in the region of the mandibular cavity or of van Wijh's segment II, as well as in the hyoid cavity (III), of the two somites, have been noticed. We can see as well the existence of two mesodermic segments in the axolotl of fig. 3, considering the general appearence of the mandibular cavity. The whole rudiment beares in its dorsal part the division in two halves. In the posterior half there exists besides this an additional division in two parts (II_2 Md. h). The posterior part of this additional secondary subdivision is not large and is like the neighbouring subdivision of sclerotome of the somite III, while the anterior portion is considerably stretched upwards. On fig. 2 we see in front of the N. trigeminus (N. Tr.) between him and the ocular vesicle (Oc.) a group of mesodermic cells, belonging to the madibular cavity. The frontal portion the last is situated more laterally and has not been cut by the represented section, except a few cells (II_1) lying close to the cerebrum (C). In the posterior half of the mandibular cavity the outline shows the situation of the myotome of the posterior somite of the mandibular cavity (II_2). In its ventral part we notice the double rudiment of the sclerotome of.

which it has been spoken before. The anterior segment does not show a typical structure in this stage.

In an earlier stage, when the mandibular cavity has not yet sent forth the upwards groing process, as an fig. 3 and lies an a level with the posterior somites there, it is easier to distinguish the two somites of the mandibular cavity. This is still more evident on the transverse section of siredon ambryo (fig. 4), where the region of the two cephalic cavities is cut in the frontal direction. (The direction of the section is showed on the fig. 3 with crosses running along a line). There are to be seen three rather typical vestiges of somites, two of them correspond to two somites of the mandibular cavity according my terminology Somites II_2 and II_1, and the formost, is situated close to the eye vesicle, and represent van Wijhe's I somite or the preamandibular cavity. On this section we see the westidges of the anteriors headsomites (II_2 s II, s I s), which are lying lateraly, turned to the mesoderm, and the rudiments of the sclerotome from the median side, between the brain (C) and the advanced end of the intestine (d); the duplicity of each somite in the sclerotomes II_2 s., II_1, s. is only visible hear to a certain extend. On fig. 3 the praemandibular cavity (I s. pr. m. h.) is situated in front of the mandibular somite near its lateral side, close to the eye vesicle. Van Wijhe's somite 1-t. is retarded in its development when compared with these lying behind him. Its structure and appearence corresponds to a typical somite.

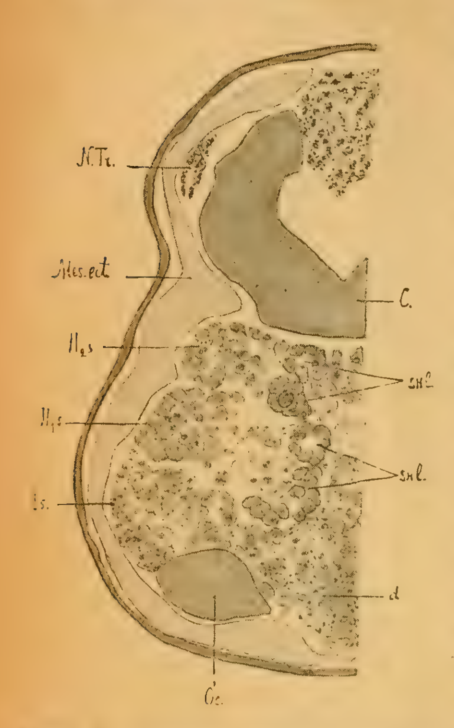


Fig. 4. A transversal section trough the head of an axolotl (Siredon pisciformis) with 8—10 somites. The direction of the section is showed on the fig. 3 with crosses running along a line. Explanation behind the text (p. 50).

The further fate of the somites has been described is the following. Van Wijhe's V somite, with which I began my description,

gives in the axolotl the first occipital myotome, as was described by Sewertzoff (1895). It keeps its typical situation near the N.N. glossopharyngeus and vagus, and are completely reduced afterwards, during the development of the cranium. Van-Wijhe's VI somite gives a second myotome, the ventral part of which separates from the dorsal one which grows forwards and closes above the ear. In the myosepts between it and the third myotome (VII s. of v. W.) arises the occipital arch. Sewertzoff (1895) describing the situation of the occipital arch in relation to the occipital myotomes considers, however, that the occipital arch is situated between van Wijhe's VII and VIII myotomes. He had not seen a full series of somites in the head, it is necessary subseequently to rectify his statement. The third occipital myotome is homolegeous not with van Wijhe's VII myotome, but with his VI somite. We see, therefore, that the structure of the cranium the amphibians is still more primitive, than it had been described by Sewertzoff (1895).

Considering that the posterior boundary of the head is the occipital arch, which, as I mentioned, arises behind the second myotome or van Wijhe's VI somite, we must acknowledge, that 8 mesodermic segments are taking part in the structure of the head of the axolotl: 2 of them belong to the regio metaotica and 6 to the regio proctica.

Among the preotic myotomes, van Wijhe's IV somite and the posterior somite of the hyoid cavity (III_2) are completely reduced. The anterior somite of the hyoid cavity (III_1), remaines in later stages of development in shape of an accumulation of mesenchyma cells and participates in the formation of the eye muscles, giving the muscle innervated by the N. abducens. I have absorved the development of the eye-muscles only superficially and a closer study is necessary.

The mandibular cavity occupies in the further development of the embryo the typical position of this cavity by the other vertebrates. The main portion is placed in the mandibular arch, where the cells splinter, and an internal cavity is formed. In its dorsal part the mandibular cavity sends forth a process, consisting of mesenchymatous cells, bending round the eye in shape of two mesenchymatous centres. From the anterior portion develops m. obliquus superior. This anterior portion may, I think, be considered as the anterior myotome (II_2), of the mandibular cavity. The posterior portion—the posterior myotome (II_2) of the mandibular cavity seems to degenerate, without giving a muscle from it.

The pre-mandibular cavity represents in later stages a process of the mandibular cavity, and is situated ventrally, from the eye near its internal side. It is connected by a strand with the prae-mandibular cavity of the opposite side.

H. Marcus (1910) describes in the IV part of his work the development of the eye-muscles by the Gymnophiona and their innervation different from the description of the same by other vertebrates. I have not yet studied this question in detail with regard to the axolotl, but as far as I am able to judge, it seems to me that with the axolotl as well as with the other vertebrates the main part of the eye-muscles arises from the prae-mandibular cavity, m. obliquus superior from the mandibular and the muscle of the nervus abducens from the hyoid cavity.

Resuming the descrtiption of the segmentation of the mesoderm on the ground of the diplospondilic structure of the sclerotomes, we see that the cephalic mesoderm of the amphibians devides during its development into a complete series of somites, homodynamic in their structure with the trunk segments. Their difference consist, only, in a partial or general reduction of the myotomes. The sclerotomes are typically formed, and are allowing to determine the number of the segments of the head.

By their structure the cephalic cavities of the amphibians, as shown by the structure of the sclerotomes of the anterior cephalic somites of Siredon, are not homodynamic with the separate trunk somites. The hyoid and the mandibular head cavities, or van Wijhe's III and II somites are complex organs, each of which consist of two mesodermical segments fused into one (III_2, III_1, and II_2, II_1 somites).

The praemandibular cavity, or van Wijhe's I somite, is homodynamic with the anterior somite only. The segmentation of the head mesoderm in the amphibians based upon the double vestiges (Anlages) of the sclerotomes, as I have already mentioned, is quite identical with the segmentation by the charks, founded on the same characteristical feature (Matveieff, 1915); this can be seen on the following plate

by the position of the somite to the nervs Acustico-Facialis, Glossopharyngeus and the auricular vesicle, which is lying between them.

Van Wijhe Selechii . .	I	II		III		Nervus Acustico-Facialis.	IV	Nervus Glossopharyngeus.	V	VI	VII	VIII	IX	—
Matveieff Selachii.	I	II_1	II_2	III_1	III_2		IV		V	VI	VII	VIII	IX	—
Matveieff Amphibia. . .	I	II_1	II_2	III_1	III_2		IV		V	VI	—	—	—	—
H. Marcus Gymnophiona	Pr. m.	m.		u.	v.		w.		x.	y.	z.	I	2	3
m. Platt Necturus	—	II		III	IV		V		VI	VII				

The present discription of the segmentation of the head mesoderm of the axolotl differs from miss Platt's (1894) description of the mesomerism by Necturus and from N. Marcus (1910) by the Gymnophiona. Both investigators find in the process of mesomerism in the amphibians a complete homology with the segmentation of the mesoderm in the shark, as described by van-Wijhe. However, if we compare the situation of the pre-otic cephalic somites U and V in the Gymnopohiona (Marcus, 1910) on fig. 4 and 6 (plate 25, Beiträge IV, II part) (which Marcus considers as homologeous with van Wijhe/s III and IV somites), with my reconstruction (fig. 3) of the axolotl. we see, that both Marcus somites are situated in front of the otic vesicle, between the ganglia of trigeminus and facialis, in front of the second visceral pouch, they are occupying the position III_1 and III_2. and not that of III and IV somites of van Wijhe's. A homologon of van Wijhe's IV somite is by the Gymnophiona the W somite of Marcus, occupying the same position as the IV somite shower on my fig. 3 in the axolotl and as van Wijhe somite shark Miss Platt/s (1894) IV somite on her reconstruction fig. 20 (plate XXXIX) 27 and 32 (pl. XL) lies fully in front of the auricular vesicle and of N. facialis, and corresponds, as I think, to the posterior somite of the hyoid cavity of the axolotl (III_2) and not to van Wijhe's IV somite. Thus, these two investigators have, as I think, described as van Wijhe's IV somite the posterior somite of the hyoid cavity (somite III_2), but not suspecting the existence,

in this place of an independent somite, they took it for van Wiejhe's IV somite, which according to their oppinion had advanced by a secondary process. As for the mandibular somite, van Wiejhe's II somite, Marcus (1910) as well as miss Platt (1894) attribute them a much larger size, that to all the posterior somites, and on reconstruction 32 (plate XL) miss Platt indicates in Necturus subdivisions similar to the subdivision of the mandibular cavity on fig. 3 of this papers.

While studying the development of the head mesoderm, in other amphibia Urodella and also particularly in Necturus, I have found everywhere a picture of segmentation of the preotic mesoderm identical with the above described segmentation by the axolotl embryos. In this preliminary communication I do not describe other amphibians, intending to do it an another paper.

I am not analyze here the relations to other segmental organs. The study of neuromerism, as well as encephalomerism, touches questions of a very complex nature, requiring most attentive and minute investigation. I wish only to indicate here that, if we compare the situation of the head somites with the encephalomers of fig. 3, we notice a full topographic correlation. Thus we see between vagus and glossopharyngeus the 7-th encephalomere (enc. 7) corresponding to van Wijhe's V somite, or to the 1-th postotic myotome. Under the auricular vesicle between glossopharyngeus and facialis lies the 6-th encehpalomere (6 enc.) above the IV somite. Further, between facialis and trigeminus we perceive two encephalomeres, the 5-th and 4-th (enc. 5 and enc. 4) over to two somites of the hyoid cavity (III_2 s and III_1 s.). Proximally two encephalomeres, 3-d and 2-nd (enc. 3 and enc. 2) are corresponding the to two somites of the mandibular cavity (II_2 and II_1). The anterior encephalomere corresponds to the prae-mandibular somite (enc. I). I consider as the first encephalomere the cerebral segment situated in the region of the infundibulum, which most authors consider to be the anterior end of the cerebrum. The situation of the encephalomeres and somites of fig. 3 is topographically a strictly constant one, and is preserved on earlier and on later stages until the boundaries between the brain segments disapear. I do not see here any changes of place or secondary sibdivisions, as described Neal (1898) with regard to the sharks; I repeat, however, that my observations are still incomplete, therefore I mention them but with much reserve. In case my interpretation of the somites of the Gymnophiona

in Marcus' work (1910) will be accepted, we shall see that in this reconstruction 4 (pl. 25) a strict correlation has been found between the two systems of segmental organs and the two encephalomeres corresponding to the mandibular cavity.

If we estimate from a general point of view the segmentation based upon the duplicity of the sclerotomes, we can, as I think, make the following general conclusions. Firstly, the diplospondylism of the sclerotomes existing not only in the trunk, but also in the head segments, is a factor, which seems to promise many new views in the study of the cranium of the vertebrates. This feature is found not only by the lower fishes, but also by the terrestrial animals (amphibia) and consequently it is allowed to think, that the diplospondylism of the sclerotomes is not an accidental splitting of the sclerotomes, but an important process of embryogeny, putting its stamp on the whole development of the vertebrate animal.

Secondly, the diplospondylism of the sclerotomes gives a precise answer to the question of the head cavities of the vertebrate embryos, a question, which during many years has trubled the minds of the embryologists, and has called forth interminatles discussions in the literature. By all the animals, which I have studied (sharks, electrical rays amphibians, lampreys), and which have been the object of most various decriptions, the process of mesomerism takes place in the same manner. The contradictory conclusions of the earlier authors are easily explained by the difference in the interpretation wich they gave to the process of diplospondylism of the sclerotomes. Dohrn's school considers the double subdivisions of the sclerotomes as real segments of the mesoderm, van Wijhe's one did not take them into consideration at all, and regarded the secondary subdivisions of the mesoderm into cephalic cavities as somites.

Finally a comparison of the process of mesomerism in the amphibians with the same in the sharks shows in both these groups, standding far away from each other regarding their classification, a quite similar picture of development. Each segment has a strictly constant situation in correlation with the surrounding organs. In the course of the process of segmentation there occur no displacements, no moving in any sense, or other processes of a similar kind, of which many morphologists made use in order to explain their preconceived point of view. The question of homology of the organ of different animals is therefore deeply founded in the history of their development.

Explanation of figures.

Oc—eye.
Au—auricular vesicle.
d—intestine
enc 1, 2, 3 etc.—encephalomeres 1-st, 2-d, 3-d etc.
C. — brain.
Mes. ect—mesectoderm.
N. Ac. Fac.—acustico facialis.
N. Gl.—glossopharyngeus.
N. Tr.—trigeminus.
N. Vg.—vagus.
skl.—sklerotom.

I s (Pr. Md. h.—praemandibular cavity, or van Wijhe's I somite II_1 s. and II_2 s or II_1 (Mdh) and II_2 (Mdh)—1-st and 2-d somites of the mandibular cavity, or van Wijhe's II somite.

III_1 and III_2 or III_1 (Hd. h) and III_2 (Hd. H)—I-st and 2-d somites of the hyoid cavity or van Wijhe's III somite.

IV s—van Wijhe's 4-th somite.

V s (1 m) VI s (2 m.) etc—van Wijhe's 5-th, 6-th etc, somites, 1-st, 2-d and 3-d post otic myotomes.

sp.—spiraculum or 1-st visceral bag.

I br., 2 br.—1-st, 2-d gill—bags, or 2-d and 3-d visceral bags.

V. n.—Pronephros.

О сегментации головной мезодермы амфибий.

Б. Матвеева.

Из Инст. Сравн. Анат. Моск. Университета.

(Предварительное сообщение).

Сегментация головной мезодермы амфибий изучена до сих пор весьма неполно. Наименее исследована предслуховая мезодерма, где за исключением Necturus (m. Platt 1894) и Gymnophiona (H. Marcus 1909—10) у других амфибий не описано полного ряда головных сегментов. Указанные исследования недостаточны, так как у Necturus мисс Платт описала головные сомиты весьма кратко

при изучении развития эктодермы, а Gymnophiona, группа амфибий, сильно уклонившаяся от типичных представителей этого класса.

Отсутствие исследований о сегментации головной мезодермы амфибий обусловливается весьма ранним распадением миотомов передних головных сегментов в бесформенную мезенхиму. Судить о количестве головных сегментов мезодермы, пользуясь внешним расчленением мезодермы на сомиты и положением в них полостей,—тем критерием, на основании которого большинство исследователей: фан Вай (1882), Гофман (1896), Нил (1898—1914), Дорн (1890—1904), мисс Платт (1891—94), Северцов (1895—98), Кольцов (1901), Филатов (1907), Фрорип (1892, 1894, 1902) и многие другие определяли то или иное количество головных сомитов,—при изучении сегментации мезодермы амфибий оказывается чрезвычайно трудным. Я считаю также невозможным определять число сегментов головы по жаберным дугам, как то делали некоторые исследователи: Циглер (1908—15) Гуссей (1890) и другие. Изучение мезомерии акул (Матвеев, 1915) показало мне, что жаберные мешки закладываются без определенного отношения к сомитам и вызывают расчленение мезодермы на участки, не гомодинамные туловищным сомитам.

Для характеристики головного сомита необходимо выработать какой-либо другой признак, общий и туловищным и головным сомитам и сохраняющийся в голове, несмотря на редукцию миотомов в предслуховой области. Сравнительное изучение головных и туловищных сомитов дает возможность отметить в строении склеротомов сомитов такой критерий отсчета головных сегментов.

Во-первых, изучение строения сомитов головы и туловища на поперечных разрезах выясняет, что во время расчленения сомита в туловище на миотом и склеротом, подобный же процесс происходит и в головной мезодерме до самого ее переднего конца. В голове, где происходит редукция миотомов, склеротомы не только сохраняются, но даже, наоборот, развиты яснее, чем в туловище; не будучи стесняемы дорзально миотомами, они получают возможность развиваться более самостоятельно.

Во-вторых, изучение строения сомитов на сагитальных разрезах (рис. 1 и 2) показывает, что, кроме расчленения склеротомов по-сегментно, в строении их происходит еще добавочная дифференцировка. На рис. 1 в туловищных сомитах, с внутренней стороны сомита, под каждым миотомом (положение которого отмечено на рисунке абрисом), помещается с медиальной стороны склеротом в виде двух мезодермических центров на каждый сегмент. Эта двой-

ственность существует у всех склеротомов в момент их отшнурования от сомитов, но весьма короткое время, так как склеротомы быстро распадаются в мезенхиму. Подобные же двойственные закладки склеротомов можно видеть и в голове, как в затылочной области, так и в предслуховой. На рис. 2 на сагитальном разрезе головы зародыша аксолотля представлены головные сомиты. Начиная от первого заслухового сомита (V s—1 m) и дальше вперед под каждым миотомом (очерченным абрисом) лежит закладка склеротома в виде двух самостоятельных мезодермических центров. В предслуховой области, где миотомы очень рано распадаются на мезенхиму, закладки склеротомов остаются двойственно подразделенными и обусловливают общее расчленение мезодермы. Отсюда выработка критерия отсчета головных сомитов.

При сегментации мезодермы в голове, несмотря на редукцию и распадение миотомов на мезенхиму, остаются закладки склеротомов, которые вполне сохраняют признаки сегментации и, кроме общего расчленения на сомиты, каждый имеет двойственное строение. В передней части головы двойственность склеротомов выражена не менее ясно, чем в туловище, и является главным признаком сегментации головной мезодермы.

Разбираясь по двойственным закладкам склеротомов в сегментации головной мезодермы амфибий, удается у аксолотля (Siredon pisciformis) проследить полный ряд головных сомитов. Счет сомитов головы амфибий, установленный по склеротомам, вполне согласуется со счетом сомитов у селахий, определенным по тому же признаку (Матвеев, 1915), т.-е. подтверждает образование челюстной и гиоидной головных полостей, каждой из двух сегментов мезодермы. Описание сегментации головы амфибий по склеротомам отличается от описания других авторов: мисс Платт (1894), Северцов (1895), Маркус (1909—10); но при разборе соотношения головных сегментов авторов к соседним органам (нервам Glossopharyngeus, Acustico-Facialis и слуховому пузырьку, лежащему между ними), как это представлено на рис. 33, удается найти указания общности процесса сегментации мезодермы у аксолотля с описанием прежних авторов.

Что касается затылочных сомитов, то на реконструкции зародыша аксолотля с 11 сомитами (рис. 3) видно, что первый заслуховой миотом (V s. 1 m.), развитие которого согласуется с описаниями Северцова (1895), гомологичен первому заслуховому миотому селахий, т.-е. V сомиту фан Вая. Его положение между нервами Glossopharyngeus (N. Gl.) и Vagus (N. Vg.), позади слухового пузырька (Au.) и над третьим висцеральным мешком (2 br.) вполне характерно для V сомита фан Вая. Второй заслуховой миотом (VI s. 2 m.), позади которого закладывается затылочная дуга, занимает положение VI сомита фан Вая. Отсюда следует, что задняя граница головы, определяемая затылочной дугой, проходит не позади VII сомита фан Вая, как думал Северцов (1895), а позади VI с., что указывает на еще бо̀льшую примитивность черепа амфибий. Склеротомы заслуховых миотомов имеют двойственное строение (см. рис. 1.—1 m. (V s.) и 2 m. (VI s.) и рис. 2.—(V s.) 1 m.). Сомит (IV s.—рис. 2 и 3), лежащий под слуховым пузырьком (Au), между нервами Glossopharyngeus (N. Gl.) и Acustico-Facialis (N. Ac. Fac.), над вторым висцеральным мешком (I br.), является гомологом IV сомита фан Вая. Миотом его редуцирован, и сохранились лишь закладки склеротома. Сомит IV мисс Платт (1894) у Necturus и сомит V Маркуса (1910) у Gymnophiona гомологи не IV сомита фан Вая, а сегменту, лежащему впереди уха, т.-е. заднему сомиту гиоидной полости аксолотля (III 2.), что явствует из отношения сомитов к соседним органам.

Закладка мезодермы между нервами Facialis (N. Ac. Fac.) и Trigeminus (N. Tr.) гомологична гиоидной, или третьей головной полости фан Вая (рис. 3). В состав ее входит не один сегмент мезодермы, а два сомита, что доказывается присутствием двойственных склеротомов, принадлежащих двум метамерам. Это видно на рис. 2, где впереди слухового пузырька (Au), между нервами Acustico-Facialis (N. Ac. Fac.) и Trigeminus (N. Tr.), лежат четыре отдельные закладки склеротомов. Данные сомиты названы мною задним и передним сомитами гиоидной полости или III_2 и III_1 сомитами (рис. 2 и 3—III_2 s. и III_1 s.), по гомологии с селахиями (Матвеев, 1915), где склеротомы также указывают на присутствие в третьей головной полости фан Вая двух сегментов мезодермы (III_2 s. и III_1 s.). Миотомы данных сомитов недоразвиты; склеротомы развиты типично.

Челюстная полость, или II сомит фан Вая, также не гомодинамна одному сегменту. По общей форме на реконструкции зародыша

(рис. 3) и строению склеротомов возможно определить здесь два сегмента—II_2 и II_1 сомиты, по моему обозначению. На поперечном разрезе (рис. 4), где передние головные сомиты разрезаны фронтально, видны три самостоятельные сегмента мезодермы (II_2 s., II_1 s. и I s.); два верхние (задние) принадлежат челюстной полости и в них видны в каждом двойственные закладки склеротомов. Разрастание миотомов челюстной полости дорзально (рис. 3) происходит вторично, на более ранних стадиях его не имеется. Челюстная полость амфибий вполне гомологична, по положению и по своему строению из двух сегментов, с таковой же полостью селахий (Матвеев, 1915). Предчелюстная полость, или I сомит фан Вая, гомодинамна по положению и строению одному первому сегменту мезодермы.

При дальнейшем развитии заслуховые сомиты дают затылочные миотомы, начиная с первого заслухового—V сомита фан Вая: V сомит образует передний миотом очень редуцированный, VI сомит—первый нормальный миотом, позади него закладывается первая затылочная дуга. Сомиты, лежащие впереди уха—IV и III_2 редуцируются, не образуя мускулов; III_1 сомит, оба сомита челюстной полости (II_2 и II_1) и I сомит превращаются в головные полости авторов, которые у амфибий развиты очень слабо. Впоследствии из них образуются глазные мышцы, повидимому так, как это описано фан Ваем у селахий.

Количество сомитов головы, определенное по двойственным закладкам склеротомов, по числу сегментов и по топографическому положению, находится в полном соответствии с энцефаломерами (см. рис. 3), если считать первым энцефаломером мозговой сегмент, лежащий в области infundibulum (enc. 1).

Описанное выше явление двойственности склеротомов представляет морфологически большой интерес. Эта двойственность наблюдается в закладках склеротомов, из которых в дальнейшем развитии образуется скелет, и там мы снова встречаемся с двойственностью скелетных закладок в виде диплоспондилии позвонков. Присутствие ее, не только в туловищных сомитах, но и во всех головных, может дать, как мне кажется, много интересного при изучении развития черепа позвоночных животных. Двойственность склеротомов, наблюдаемая мною как у низших рыб—селахий (1915), так и у наземных животных—амфибий, является, как можно думать, не случайным расчленением склеротомов, а важным процессом эмбриогенеза, дающим глубокий отпечаток на все развитие позвоночных животных.

Диплоспондилия склеротомов решает определенно вопрос о головных полостях зародышей позвоночных. Челюстная и гиоидная головные полости не гомидинамны отдельным туловищным сомитам. По своему строению они представляют из себя комплексные органы, полученные слиянием сомитов по два в каждую из них. Указанное строение головных полостей описано мною у представителей двух различных классов позвоночных животных—селахий (1915) и амфибий. Кроме описанного здесь аксолотля такое же строение отмечено мною и у других амфибий, а именно у Salamandrella и Necturus, описание которых мною будет дано в будущем, а также и у других позвоночных.

Таким образом, как это указывает анализ сегментации мезодермы по склеротомам, мы должны для позвоночных животных дать другое толкование сегментации головной мезодермы, чем это сделано фан Ваем и другими исследователями. Они описывали сегментацию мезодермы применительно к жаберным дугам — серпальным образованиям, неимеющимся в туловище, соотношение которых к метамерным органам само требует подтверждения. Расчленение головной мезодермы на сегменты идет самостоятельно, независимо от жаберных мешков, и идет другим путем; жаберные мешки делят мезодерму на участки—головные полости, не гомодинамные отдельным сегментам. Анализ головных сомитов по склеротомам у акул и скатов дал мне возможность (Матвеев, 1915, стр. 220) примирить все противоречия в числе головных сомитов у разных авторов (школы Дорна и школы фан Вая). Описание подобной же, как у селахий, сегментации и у амфибий еще более подтверждает мое прежнее толкование.

Наконец, сравнение процесса мезомерии амфибий с таковым же процессом акуловых рыб показывает в обеих этих группах, далеко стоящих друг от друга в систематическом положении, совершенно сходную картину развития. Каждый сегмент занимает строго постоянное местоположение к соседним органам, на разных стадиях и у разных животных одинаковое. В течение процесса сегментации не происходит каких-либо перемещений, сдвигов и т. п. процессов, которыми так любили пользоваться многие морфологи для объяснения своей предвзятой точки зрения. Таким образом вопрос о гомологии органов у различных животных получает в истории развития глубокое обоснование.

Literatur cited.

D o h r n, A. 1904. Studien zur Urgeschichte der Wirbelthierkörper 23. Die Mandibularhöhle. Mitt. Zool. St. Neapol. Bd. 17.

D o h r n, A. 1904. Studien u. s. w. 24. Die Praemandibularhöhle. Mitt. Zool. St. Neapol. Bd. 17.

F i l a t o f f, D. 1907. Die Metamerie des Kopfes von Emys lutaria. Zur Frage über die korrelative Entwickelung. Morph. Jahrb. Bd. 38.

G o e t t e, A. 1875. Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus), als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig.

H o f f m a n n, C. K. 1896. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii 1. Morph. Jahrb. Bd. 24.

H o u s s a y, F. 1890. Etudes d'embryologie sur les Vértebrès. Arch. de Zool. exp. et gen. Tom. 8.

K o l t z o f f, N. K. 1901. Die Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon planeri. Ein Beitrage zur Lehre über Metamerie des Wirbelthierkopfes. Bull, Soc. Nat. Moscou. Bd. 15.

M a r c u s, H. 1909. Beiträge zur Kenntniss Gymnophionen III. Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes. 1 Teil. Morph. Jahrb. Bd. 40.

M a r c u s, H. 1910. Beiträge zur Kenntnis Gumnophionen. IV. Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes. II Teil. Festschr. für R. Hertwig. Bd. II.

M a t w e i e f f, B. 1915. De la mesomerie de la tête des Sélaciens. Journ. de la Section. Zool. de la Soc. Imp. des Amis des Sc. Nat. de l'Anthrop. et de la Ethnogr. Nouv sér. T. II, № 5. Moscou (russe)

M a u r e r, F. 1892. Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmusculature bei den urodellen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskulen der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. 18.

N e a l, H. V. 1898. The segmentation of the nervous system in Squalus Acanthias. A contribution to the morphology of the vertebrate head. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward. Coll. Vol. 31.

N e a l, H. V. 1914. The morphology of the eye muscle nerves. Journ. of Morph. Vol. 25. № 1.

P l a t t, I. B. 1894. Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms in Necturus. 1 Studie. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 43.

S e w e r t z o f f, A. N. 1895. Die Entwickelung der Occipital region der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. Soc.Nat. de Moscou. Heft. 2.

V a n W i j h e, I. W. 1882. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven der Selachierkopfes. Amsterdam.

Z i e g l e r, H. E. 1908. Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbelthiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 43.

Z i e g l e r, H. E. 1915. Das Kopfproblem. Anat. Anz. Bd. 48, № 18—19.

К изучению сперматогенеза у Branchiobdella astaci.

Проф. Н. В. Богоявленский.

(Из Кабинета Гистологии и Эмбриологии 1-го Московского Госуд. Университета.)

С 1 таблицею в тексте стр: 69.

Предметом настоящей работы является описание некоторых фактов, касающихся развития и строения сперматозоидов Branchiobdella, обычного паразита, живущего на жабрах речных раков. Как ни странно, мы не имеем почти никаких сведений о сперматогенезе и строении сперматозоидов пиявок; однако можно было заранее предполагать, что у этой группы червей с такими разнообразными способами оплодотворения и совокупления мы в этой области найдем много интересного и необычного. Наблюдения, описанные ниже, вполне подтвердили мое предположение.

Насколько мне известно, единственные указания о развитии и строении сперматозоидов у пиявок мы имеем в работе Walter Voigt'a [1]). В этой работе, сделанной довольно давно, мы не только не находим никаких сведений, касающихся редукции хроматина, митохондриев и т. д., но и строение сперматозоидов описано неверно. Voigt принял исключительно длинный perforatorium за жгут сперматозоида, а «Mittelstück»—за переднюю часть головки. Эта ошибка в описании сперматозоида делается вполне понятной, так как действительно сперматозоид Branchiobdella имеет необычное строение.

Мои наблюдения над сперматогенезом Branchiobdella, к сожалению не законченные, были сделаны в июне и июле месяце 1919 года в Демьянове, Клинского уезда. Закончить я их не мог вследствие отсутствия в последующие годы как необходимых реактивов и красок, так и самого материала. В указанное время года Branchio-

---

[1]) Ueber Ei und Samenbildung bei Branchiobdella. Arbeit a. d. Zool.-zootm. Institut in Wurzburg, 1885.

bdella, повидимому, были в полном расцвете половой деятельности. Жабры раков были усеяны их яйцами. При вскрытии взрослых экземпляров Branchiobdella на предметное стекло вытекали капли полостной жидкости, наполненные сперматозоидами. Строение и развитие сперматозоидов мною изучалось частью на мазках, но, главным образом, на срезах. Как фиксаторы употреблялись жидкости Мёвеса, Флемминга, сулемовые смеси, с последующим окрашиванием железным гематоксилином, сафранином-Crystallviolett'ом по Benda, по Блохману, Mallory и др.

Сперматогонии и цитофор.

Семенники, как правильно описал W. Voigt, у молодых особей представляют собой небольшую по объему и незначительную по числу группу клеток, прикрепленных к стенке 5-го и 6-го диссипиментов. От этого небольшого скопления отделяются одиночные клетки сперматогоний, которые, попадая в полость тела, проходят там все стадии развития до сперматозоидов включительно. Сперматогонии и сперматоциты, происшедшие от деления такой свободной сперматогонии, остаются в соединении друг с другом посредством так называемого цитофора. Все изменения в состоянии ядерного хроматина клеток, находящихся на одном цитофоре, происходят синхронично: ядра сперматогоний и сперматоцитов находятся в одной и той же стадии покоя или деления; таким образом в этом отношении у Branchiobdella наблюдается то же явление, что и в сперматогенезе других животных.

Вполне понятно, что мы могли бы ожидать число клеток в одном цитофоре кратным 2, т.-е. 4, 8, 16, 32, 64 и т. д. Однако подсчеты клеток разных цитофоров дают иногда следующие числа: 16, 14, 28, 62. Причины такого несоответствия с предполагаемыми теоретически величинами мною не выяснены. Исходя из максимального числа наблюдаемых нами сперматоцитов в 64 на одном цитофоре, мы должны считать, что здесь имеют место 2 созревательных и 4 сперматогониальных деления. В этом отношении приводимые числа не совпадают с данными Voigt'а: он указывает на существование стадии с 128 клетками на одном цитофоре.

Сперматогонии и развитие цитофора.

Оторвавшиеся от семенника половые клетки начинают делиться. Отметить относительную быстроту прохождения отдельных

фаз деления трудно: некоторым указанием может служить относительная частота встречаемых стадий. Так, во взятой в полости тела капле мы встречаем на ряду с сперматозоидами довольно много сперматогоний самых ранних стадий, еще не начавших делиться, с характерным покоящимся ядром. Ядра таких сперматогоний довольно велики в соотношении с плазмой. В одном из полюсов находится маленькое ядрышко (рис. 1). Плазма гомогенна, никаких включений в ней обнаружить не удается.

Второе и третье сперматогониальные деления встречаются главным образом в стадии спиремы, реже в стадии ядерной пластинки, иные стадии редки. Во время деления сперматогоний мы не наблюдаем решительно никаких включений в плазме. Это показали препараты, фиксированные как по способу Бенда-Мёвес, так и при фиксациях сулемой. Это дает нам право заключить, что в плазме отсутствуют хромидиальные и пластозомные образования.

Разделившиеся в полости тела сперматогонии остаются связанными друг с другом остатками плазмы (рис. 2), которые с увеличением числа сперматогоний увеличиваются, давая начало цитофору. В плазме цитофора специальных ядер, принадлежащих олько ему, не имеется.

Описание цитофора дает и Voigt, устанавливая следующие моменты его развития: после того как ядро половой клетки, лежащей на периферии семенника, разделится, делится клеточная плазма в плоскости параллельной поверхности семенника. Разделение плазмы не идет до конца. Вначале каждая сперматогония может двигаться на семеннике взад и вперед, так как ствол, на котором сидит клетка, образовавшийся вследствие неполного отделения ее, на своей поверхности снабжен различными бородавчатыми придатками и, повидимому, обладает способностью амёбообразно передвигаться. При отрывании сперматогоний от семенника бо́льшая часть стволика остается при сперматогонии. В дальнейшем развитии всегда этот остаток стволика отграничивается резче от плазмы; сперматогоний изменяет свой вид и начинает расти, увеличиваясь в своем размере и образуя большую объемистую массу цитофора. К сожалению, Voigt не дает более детального описания цитофора и его соотношения с развивающимися сперматогониями. Мне не удалось видеть описываемых Voigt'ом деталей, в частности же стволика, отходящего от семенника. Мои наблюдения начинаются с сперматогониального деле-

ния,—но постоянное нахождение в полости тела сперматогониев без какого-либо намека на остаток «стволика» говорит против наблюдений Voigt'a. В покоящемся состоянии ядра 2-го и 3-го сперматогониального делений располагаются по периферии цитофора наподобие бластулы. С наружной стороны ядра покрыты тоненьким ободком плазмы (рис. 3), переходящей без резких границ в плазму цитофора. Чем дальше идет развитие, тем больше плазма цитофора становится зернистой (рис. 6); на более поздних стадиях она волокниста (рис. 9). При образовании спермиев плазма цитофора принимает альвеолярное строение с массой разного рода белковых включений в стенках альвеол (рис. 17).

Отношение цитофора к сперматогониям и сперматоцитам.

Как во время покоя, так и во время деления отношение сперматогоний и сперматоцитов к цитофору несколько различно. На очень молодых стадиях цитофора—на стадиях 2 и 3 сперматогониального деления—вся плазма цитофора во время деления ядра также делится и, таким образом, всецело входит в плазму отдельных сперматогоний; в этой стадии сперматогонии располагаются наподобие бластомеров в первых стадиях равномерного дробления яйца; при переходе в спокойное состояние плазма всех сперматогоний сливается в одно целое, образуя синцитий (рис. 3). На последующих стадиях деления сперматогоний центральная часть цитофорной плазмы не принимает участия в делении, остается неразделившейся; периферическая же часть плазмы отходит при делении от центральной и образует плазму новой сперматогонии (рис. 5). В это время сперматогонии не имеют никакой видимой связи с центральной массой, которая имеет вид безъядерного плазматического шара. С переходом в покойное состояние плазма сперматогоний и цитофора снова сливаются друг с другом. Voigt этот процесс изобразил на рис. 45, но в тексте не дает его описания, ограничиваясь кратким указанием: «на стадии 16 клеток имеющиеся у него (цитофора) отростки исчезают, т.-е. они втягиваются, и масса округляется».

Интересно отметить, что при делении сперматогоний (6—8), та часть плазмы клеток, которая обращена к цитофору, отличается от остальной плазмы своею более интенсивной окрашиваемостью и заметной плотностью (рис. 4). Никаких включений, зернисто-

стей хромидиальных или митохондриальных, мною не было замечено.

С наступлением сперматидной стадии цитофор сильно увеличивается в размерах: лежащие по периферии ядра, немного выступая наружу, придают ему бородавчатый вид (рис. 6).

Описанные наблюдения позволяют заключить, что цитофор образуется из плазмы сперматогоний в первых стадиях их размножения. Не касаясь в настоящей заметке подробного описания фаз деления и созревания, я отмечу только несколько интересных фактов, наблюдаемых у сперматогоний, встречающихся в полостной жидкости. Плазма их при указанных выше фиксациях гомогенна и в виде тонкого ободка окружает ядро. Ядро овальное с рассеянными зернами хроматина; в одном из центров овального ядра лежит окрашивающееся, как *хроматин*, ядрышко (рис. 1, 2, 3). Интересно отметить, что это ядрышко окружено светлой зоной, двориком (Hof) протистологов. Я указываю на это обстоятельство вот почему. Строение ядра, видимое нами под микроскопом, зависит с одной стороны вообще от строения плазмы данного животного, с другой от функции клетки; например, сходство в строении ядер, какое встречаем мы в нервных или яйцевых клетках различных животных, мы можем объяснить их функцией. В тех тканях животного, где такой зависимости нет, ядра имеют почти одно и то же строение, которое мы и можем считать характерным для данного животного; так и для Branchiobdella характерной особенностью ядер большинства тканей является ядрышко, окруженное светлым двориком. Мы это видим в клетках кишечника, кожи, мускулатуры, желез, хлорагогенных клетках и т. д.

После разделения надвое, обе сперматогонии имеют одно и то же строение, но остаются в соединении друг с другом посредством небольшого плазматического мостика (рис. 2). Фазы деления этой стадии проходят настолько быстро, что мне не пришлось встретить ни одного карпокенеза.

Сперматогонии 3 и 4 делений (8 и 16 клеток) большей частью встречаются в стадии или спиремы, или ядерной пластинки. Число хромозом для Branchiobdella равно четырем. При наличии 16 клеток довольно много из них встречается в стадии синапсиса (рис. 4). Число петель, наблюдаемое в ядре при синапсисе равно числу хромозом (4); своими концами они направлены в сторону плазмы цитофора (рис. 4). Петли сравнительно коротки и занимают не более $^3/_4$ диаметра ядра. В клеточной плазме, к которой обращены

концы синаптических петель, наблюдается значительное изменение по сравнению с плазмой противоположной стороны: плазма кажется более плотной, окрашивается в относительно более темный цвет (рис. 4), без появления заметной зернистости. Эта более окрашивающаяся плазма занимает определенную часть клетки, обращенную к цитофору; по своим микрохимическим свойствам она ближе всего стоит к так называемой идиозоме семенных клеток, не являясь, повидимому, обособленной в половых клетках нашего объекта. После созревательных делений плазма сперматоцитов непосредственно переходит в плазму цитофора; ядра, немного выдаваясь, располагаются по периферии цитофора. Часть плазмы, окружающая ядро с наружной стороны цитофора в форме узкого ободка, принимает гомогенный характер и начинает краситься так, как раньше красилась часть, обращенная к цитофору.

С ходом дальнейшего развития ядра сперматид постепенно погружаются в основную плазматическую массу цитофора, а в узком ободке плазмы начинает образовываться особое тело, которое только по аналогии со сперматогенезом у других животных можно было бы считать митохондриальным, хотя оно как по своему генезу, так и по окрашиваемости резко отличается от митохондриев и возникающих из них образований. Это тело в первых стадиях своего появления выглядит в виде серпа, прилегающего к ядру и окрашивающегося, как пластин ядра. Вскоре оно, постепенно изменяясь, делается округлым. Вокруг него образуется оболочка, однако не прилегающая к поверхности (рис. 7); между оболочкой и плотною массою имеется не воспринимающая красок прослойка. Это тело растет, увеличиваясь в объеме, начинает несколько более интенсивно окрашиваться и, наконец, достигает величины ядра, которое в этой стадии цитофора вообще довольно велико. Располагаясь по наружному краю, эти круглые тела в момент их наибольшей величины придают цитофору такой же бородавчатый характер, какой он имел, когда ядра лежали по его периферии (рис. 8). Как только описываемое тело достигает своей максимальной величины, в ядре начинается ряд новых глубоких изменений, связанных последовательными переходами вплоть до окончательного формирования сперматозоида. Изменения затрогивают не только ядро, но и это шарообразное тело.

Описываемое образование не могло, конечно, ускользнуть от внимания Voigt'а, но употребление малых систем, недостаточность сведений о цитологических структурах не позволило ему верно

описать морфологию и сделать правильное заключение о роли этого тела в формообразовании сперматозоида. Voigt это тело называет Nebenkörper, находя его уже в молодых сперматогониях при переходе из 4 в 8 клеточную стадию цитофора. Однако он не мог решить, лежит ли Nebenkörper в самом ядре или вне его. Разбирая описание Voigt'а, можно прийти к заключению, что этот автор за начальную стадию описываемого образования принял ядрышко сперматогоний. Его рисунки, изображающие Nebenkörper, и описание в тексте вполне подтверждают это заключение.

Образование головки сперматозоида.

Изменения, связанные с образованием головки, начинаются с уплотнения хроматина в ядрах; делаясь более плотным, хроматин окрашивается сплошь. В этой стадии ядро становится полуовальным, и в виде нашлепки прилегает к Nebenkörper Voigt'а (рис. 10). Стадия полной хроматизации ядра, повидимому, не продолжается долго, так как вскоре в ядре снова можно видеть ахроматиновое вещество. Насколько можно было проследить на препаратах, структурные взаимоотношения этих 2-ядерных масс сводятся к следующему. В ядре доминирующую роль начинает играть пластин (рис. 11), в то время как хроматин в виде гомогенной пластинки занимает сегмент ядра, обращенный к Nebenkörper Voigt'а. В последующих стадиях количество ахроматина уменьшается, выполняя только часть, занятую хроматином в форме чаши (рис. 12). В этих стадиях оболочка ядра сохраняется. Затем наступает объемное уменьшение как хроматина, так и пластина, в течение которого хроматин в форме очень тонкого слоя облекает некрасящуюся пластинную массу, образуя два скопления на будущем переднем и заднем конце головки сперматозоида (рис. 17). Постепенно ядро делается овальным, с небольшим заострением в передней части. Пластиновая масса лежит внутри хроматиновой оболочки; на переднем конце ее небольшая часть в форме очень узкой палочки выступает вперед (рис. 13). Внутри пластиновой массы появляется очень тонкая извивающаяся нить (рис. 14). С ходом дальнейшего развития хроматиновая часть головки делается цилиндрической (рис. 16). На этой стадии хроматин приобретает типично метахроматичные свойства, окрашиваясь сафранином в желтый цвет. Среди просмотренных мною препаратов имеются такие, которые позволяют допустить, что хроматиновая часть головки не сплош-

ная, а состоит из наружного футляра, внутри наполненного ахроматиновым веществом. Та часть головки, которая представляет перфораторий, имеет вид правильного конуса, от вершины которого отходит длинный нитевидный жгут (рис. 16). Подобные образования описал Ballowitz для спермиев Discoglossus как perfovatorium и как «головную щетинку» для спермиев Pteromyzon.

Этот нитевидный жгутик Branchiobdella, в 60—70 раз превосходящий длину головки, должен соответствовать перфораторию типичных форм сперматозоидов. Генез его находится в тесной зависимости от превращений, претерпеваемых Nebenkörper Voigt'a. Как уже упоминалось выше, Nebenkörper в виде правильно шарообразной массы, почти не окрашивающейся кислыми красками, прилегает к ядру. В нем можно различить 2 зоны—наружную, более плотную, и внутреннюю—менее плотную, но более прозрачную. При начале превращения головки от этого шарообразного тела начинает отходить штоporoобразный стержень, выносящий головку из пределов цитофора (рис. 16). Рост стержня происходит очень быстро; проследить его на препаратах не удается. При выхождении штопорообразного стержня шар Nebenkörper как бы раскалывается не до конца, а из внутренней его части выступает стержень. В области самого Nebenkörper стержень охватывается довольно плотно его содержимым. На срезах этой стадии Nebenkörper имеет вид либо форму правильного диска с округлым отверстием в центре, либо диска с вырезанным сегментом (рис. 16). В этой стадии происходит отделение Nebenkörper от общей цитофорной массы. Отделившиеся Nebenkörper лежат как бы в полости, наполненной светлой гемогенной плазмой.

Вытягивающийся штопорообразный стержень имеет следующее строение: более плотный наружный корковый слой и более жидкий аксиальный (рис. 15). Иногда в первых стадиях, т.-е. до образования жгутовидного перфоратория, удается выкрасить внутреннее аксиальное вещество железным гематоксилином в прекрасный темно-фиолетовый цвет. Возможно, однако, что такой результат окраски зависит от недостаточной дифференцировки, но с момента появления длинного перфоратория в спиральном стержне обнаружить осевое вещество не удается. Спираль кажется полой, с резкими контурами в местах спиральных оборотов. Получается впечатление, что внутреннее осевое вещество через головку вышло наружу и образовало поразительно длинный перфораторий. Штопорообразный отдел мы, без сомнения, должны считать частью

морфологически соответствующей Mittelstück обычных сперматозоидов. По окончательном сформировании сперматозоида на головке образуется необычайной длины плазматическая нить, превосходящая в 60 раз длину головки и в 10 раз штопорообразный участок. Измерения дали следующие величины: длина головки 0,006 mm., штопорообразной части 0,03 mm., перфоратория 0.3 mm. Из изложенного описания видно, насколько ошибочно было описание Voigt'a, принявшего перфораторий за жгутик. Судьбу цитофора с остающимися в нем Nebenkörper после выделения сперматозоидов мне проследить не удалось. Повидимому, он съедается фагоцитарными клетками.

Штопорообразный стержень (Mittelstück) оканчивается небольшим участком плазмы, соответствующей жгутику обычных сперматозоидов. Никаких центрозомных образований мне не приходилось наблюдать ни в одном изученном мною препарате.

Из приведенного описания сперматозоида Branchiobdella ясно, что как его развитие, так и строение значительно отличаются от типичного сперматозоида. Прежде всего мы не наблюдаем до стадии сперматоцит никаких включений плазмы; плазма все время остается в сперматогониальных и сперматоцитных стадиях в соединении с плазмою цитофора, отделяясь от последнего только во время деления.

К началу сперматогенеза образуется гомогенный шар, Nebenkörper Voigt'a, по своему строению и функции соответствующий митохондриальному телу других форм, но возникновение этого тела не стоит в какой-либо связи с образованием пластозом; повидимому они не образуются, так как ни на одном из препаратов обнаружить их не удалось. Вторая особенность развития—образование штопорообразного чрезвычайно длинного Mittelstück'a. Как отмечено выше, мне не удалось проследить его вырастания из Nebenkörper, на всех препаратах его величина одинакова; вероятно, он образуется в очень короткий промежуток времени. Различие в величине этого штопорообразного Mittelstück на рисунке Voigt'a скорее нужно отнести к видовым различиям, чем к иллюстрации постепенности роста. Это понятно, так как Voigt брал для изучения различные виды Branchiobdella. И, наконец, третья особенность, это—образование длинного жгутика (perforatorium'a) на переднем конце. Подобного рода образование спермиев было найдено Ballowitz'ем [1]) у двух животных:

---

[1]) Ballowitz. Arch. f. Micr. Anat. Bd. 63.

у Petromyzon fluviatilis и у Discoglossus pictus. Сперматозоид Discoglossus громадной величины, вся длина его 2,25 mm., головка 1,14—1,17 mm., жгутик 1,08—1,11 mm. Головка и жгутик относительно тонки, наиболее широкая часть головки не более 0,0012 mm. Задний отдел головки, заключающий хроматин, наиболее широк, по направлению вперед он постепенно переходит в заостренный, лишенный хроматина передний отдел, достигающий огромной величины. Передний отдел заканчивается концевым «Spitzenstück»; этот концевой отдел весьма легко отпадает. Все отделы головки спирально завернуты; завороты спирали более отчетливо заметны в переднем отделе головки, чем в заднем (хроматиновом). Спирально устроен и жгутик. По Ballowitz'у, главное волоконце (Hauptfaser) жгутика извивается, как и головка в спиральные обороты, хотя более короткие, чем обороты переднего конца. Mittelstück сперматозоида у Discoglossus—незначительной величины тельце, к которому плотно прилегает жгут. При ближайшем исследовании оказывается, что и у Petromyzon по Ballowitz'у [1]) этот отдел имеет форму спирали. Интересно отметить присутствие на головке длинного жгутикового придатка как у только что описанного спермия Discoglossus, так и у исследованной нами Branchiobdella. Сперматозоид представляет длинную неправильную изогнутую нить (hin und her gebogener Faden), на которой Ballowitz различает головной и жгутиковый отдел. Длина жгута 0,135—0,144 mm. Головка чрезвычайно полиморфна: чаще всего она имеет форму палочки или тупой иглы, утончающейся кпереди. На конце иглы находится небольшой Spitzenstück. Вся головка по длине 0,0126—0,0162 mm. Встречаются сперматозоиды с шарообразной головкой. Отметим, что у спермий с палочковидной головкой Ballowitz не нашел Verbindungsstück'a. Все сперматозоиды у Petromyzon несут на головке тонкий жгут, направленный вперед и названный Ballowitz'ем «головной щетинкой». Это—тонкая щетинка, превосходящая длину головки в 4 раза, составляет $^1/_3$ всей длины жгутика. У спермиев с шарообразной головкой щетинка более чем в 4 раза превосходит головку. Эта концевая щетинка отличается от бичеобразного головного придатка Discoglossus своим отхождением от головного конца без образования постепенного перехода, а начинаясь сразу от центра головки. Головная щетинка достаточно жестка; это свой-

[1]) Archiv f. Mikroscop. Anatomie. Bd. 65.

ство ее и дало основание Ballowitz'у полагать, что структура этой щетинки фибриллярная. Щетинка не только прикрепляется к головке, но и пронизывает ее, проходя до жгутика, где и соединяется с ним. Часть, проходящая в головке, волнисто-изогнута.

Таковы данные Ballowitz'а об этих оригинальных сперматозоидах с длинным придатком на головке. Какое значение имеет этот аппарат, развивающийся у трех совершенно различных форм животного царства? Ответить на этот вопрос очень трудно. Для Branchiobdella мы ничего не знаем о способах совокупления и первых стадиях оплодотворения. Единственное допущение, которое можно сделать—такое: описанный аппарат необходим для прободения кожи и проникновения через нее в полость тела. Подтверждением этому предположению может служить наблюдавшееся у некоторых пиявок проникновение спермиев из сперматофора через кожу. Возможно, что в нормальных условиях в полости тела спермии Branchiobdella имеют этот длинный жгутик, так сказать, в потенции—в виде необходимой для его образования массы плазмы в головке и штопорообразном Mittelstück'е. В таком состоянии сперматозоид прикладывается к стенке кожи или к яйцу; при соприкосновении условия равновесия плазмы благодаря каким-либо действующим агентам нарушаются, что ведет к выбрасыванию жгутика. Быстро выбрасывающийся жгутик прободает стенку тела и через образовавшееся отверстие проходит и остальная часть сперматозоида. Этому предположению как будто противоречат наблюдения in vivo и на фиксированных препаратах, где головные жгутики имеются у каждого сперматозоида, т.-е. находятся в выброшенном состоянии. Но это противоречие только кажущееся. Выбрасывание жгутика как раз должно произойти вследствие или механических причин (соприкосновение со стеклом), либо вследствие химических раздражений (изменение химических свойств полостной жидкости или действие фиксатора). Ballowitz для Petromyzon не считает возможным признать головную щетинку за перфораторий, т. к. головная щетинка при своей величине в сравнении с яйцом должна пробуравить плазму яйца насквозь раньше, чем в него войдет головка. Более вероятным ему кажется такое предположение: яйца Petromyzon обладают большой клейкостью; головная щетинка в достаточной степени также отличается этим свойством; длинная, тонкая, гибкая щетинка может представлять из себя род удочки. Стоит прикоснуться клейким яйцам к щетинке, как они уже к ней прикрепляются по всей своей

длине. Сделавшись ненужною, щетинка отпадает, а в яйцо попадает только головка сперматозоида. Другими словами, головная щетинка служит исключительно механическим приспособлением при соприкосновении сперматозоида с яйцом. Для Discoglossus Ballowitz не находит никакого оправдания для существования такого длинного головного жгута (perforatorium'a), ограничиваясь высказыванием общего положения: «до сих пор не доказано еще ни для одного вида сперматозоидов, что их своеобразная форма механически зависит от тех особых условий, при которых соответствующее семенное тельце проникает к яйцу и внутрь него. Это особенно грустно потому, что перфораторные аппараты нередко представляют изумительную тонкость структуры».

Наши сведения о спермиях других пиявок слишком недостаточны для сравнения. Общее описание их без рисунков дает Brumpt [1]): «Достигнув зрелости, сперматозоиды имеют у всех пиявок, которые составляют предмет этого исследования, следующую форму, видную более резко на живых сперматозоидах, чем на срезах. Они состоят из отдела сильно окрашивающегося всеми ядерными красками и имеют размеры в 21 μ. у Glossiphonia complanata, в 19—20 μ. у Hirudo marginata; этот отдел, представляющий ядро сперматозоида, продолжается *как вперед, так и назад нитью* [2]) приблизительно того же диаметра, как она сама, красящейся, однако, только плазменными красками, эозином, пикриновой кислотой и др.».

Другого, более детального описания пока мы не имеем. Но и в этом кратком отрывке мы встречаем указание, что у других пиявок существует на переднем конце небольшое жгутикообразное продолжение головки. Отметим еще одну характерную подробность: на рисунке 11 стр. 307 Brumpt дает изображение спермиогенеза, изображая головки сперматозоидов, сидящих на цитофоре с одним жгутикообразным придатком, торчащим в полость тела животного, и другим—в плазму цитофора.

Фагоцитарные клетки в полости тела, занятой семенными клетками.

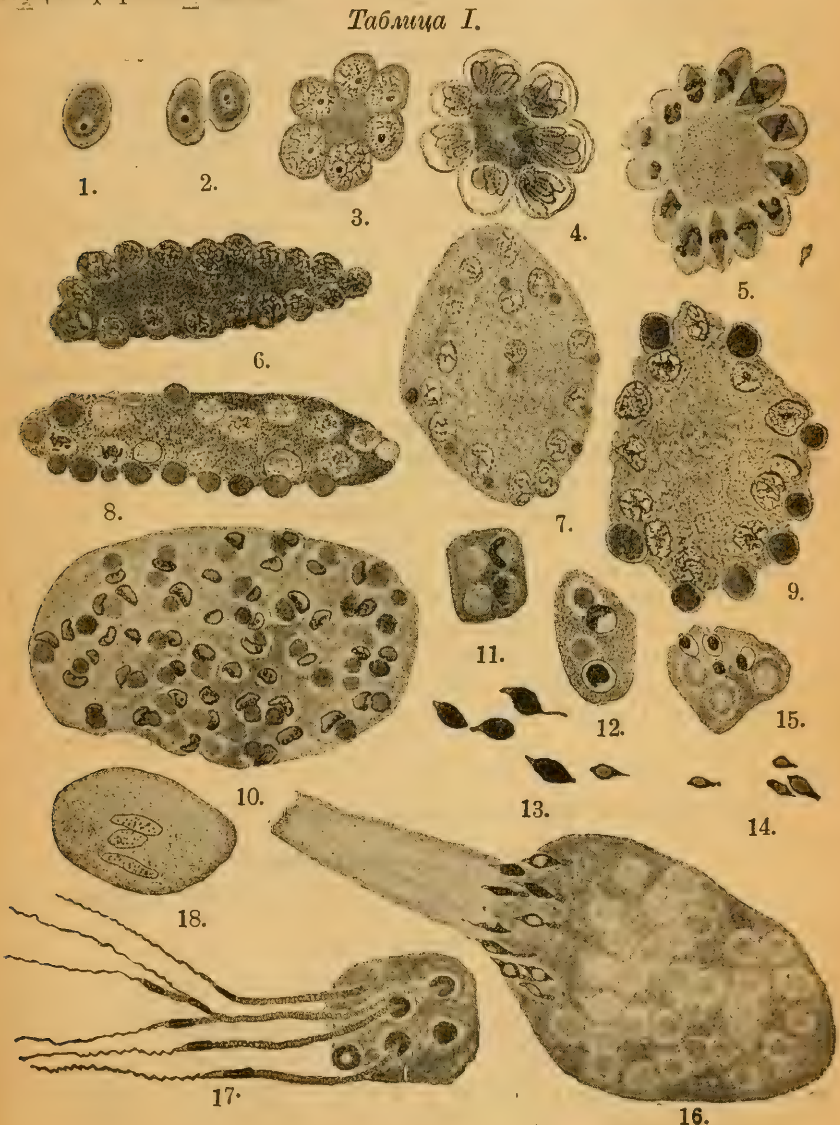
Среди сперматогоний и цитофорных образований встречаются клетки довольно большой величины (рис. 18) с одним, двумя,

[1]) Reproduktion der Hirudineen. Arch. d. Sc. Nat. 1900.

[2]) Курсив мой.

редко тремя овальными ядрами. В плазме этих клеток иногда нетрудно различить остатки плазмы цитофора, обрывки сперматозоидов и т. д. Brumpt также находит подобные клетки в большом количестве в семеннике после выделения спермы и допускает, что это фагоциты. Идентичность клетки Brumpt'а с клетками, найденными мною у Branchiobdella, видна из рис. (рис. 8) Brumpt'а. Весьма вероятно, что эти фагоцитарные клетки уничтожают остатки цитофорных плазм.

Таблица I.



Объяснения рисунков к таблице.

При воспроизведении рисунки уменьшены более чем в 2 раза.

Рисунки нарисованы посредством рисовального аппарата на уровне столика.

Рис. 1. Z. $^1/_{12}$". 8 C. oc. Свободная сперматогония.

Рис. 2. Z. $^1/_{12}$". 8 C. oc. 2 сперматогонии, связанные плазматическим мостиком, будущим цитофором.

Рис. 3. Z. $^1/_{12}$." 8 C. oc. Стадия покоя сперматогоний 3-его деления; плазма сперматогоний и цитофора слиты.

Рис. 4. Z. 2 mm. 8 C. oc. Стадия синапсиса.

Рис. 5. Z. $^1/_{12}$" 8 C. oc. Сперматогонии во время деления отделяются вполне от плазмы цитофора.

Рис. 6. 2 mm. 8 C. oc. Расположение ядер сперматоцитов во время покоя по периферии цитофора.

Рис. 7. 2 mm. 8 C. oc. Первое появление Nebenkörper Voigt'a.

Рис. 8. 2 mm. 8 C. oc. Выпячивание Nebenkörper Voigt'a на периферии цитофора.

Рис. 9. 2 mm. 8 C. oc. Полное развитие Nebenkörper Voigt'a.

Рис. 10. 2 mm. 8 C. oc. Преобразование ядра спермиев в головку.

Рис. 11. $^1/_{12}$". 8 C. oc. Распределение хроматина и пластина в образующейся головке сперматозоида.

Рис. 12. 2 mm. 8 C. oc. Дальнейшее изменение головки; объемное уменьшение хроматина и пластина.

Рис. 13. $^1/_{12}$" 8 C. oc. Головка несколько увеличивается и становится грушевидной с некрасящимся острым Spitzenstück на конце.

Рис. 14. 2 mm. 8 C. oc. Пластин внутри хроматина в образующейся головке. Через головку внутри проходит извивающаяся нить.

Рис. 15. 2 mm. 8 C. oc. Плазма Nebenkörper Voigt'a разделилась на более плотный ободок и на внутреннюю менее плотную массу.

Рис. 16. 2 mm. 8 C. oc. Цитофор с Nebenkörper, с неокончательно сформирова вшейся головкой, но с образовавшимся головным жгутом.

Рис. 17. 2 mm. 8 C. oc. Окончательно сформировавшаяся головка сперматозоида; Mittelstück в форме штопорообразного стержня находится в связи с Nebenkörper.

Рис. 18. Z. $^1/_{12}$" 4 C. oc. Фагоцитарная клетка.

Zum Studium der Spermatogenisis bei Branchiobdella.

Von Prof. N. Bogojawlensky.

(Kabinett fur Embryologie und Histologie der Universität zu Moskau.)

(mit Tafeln I p. 69).

Die Spermatogenesis bei Branchiobdella unterscheidet sich wesentlich von der gewöhnlichen Spermatogenesis bei anderen bekannten Formen. Die jungen Spermatogonien trennen sich vom Testikulum ab: die weitere Entwickelung geschieht in der Leibeshöhle, wo sich die Spermatogonien mittels des Cytophors in eine einheitliche Syntitialmasse

vereinigen. Der Cytophor entsteht bei den ersten Teilungen der Spermatogonien aus einer kleinen Protoplasmabrücke, mittels welcher diese nach der Teilung miteinander verbunden sind. Der Cytophor vergrössert sich mit dem Wuchs der Spermatogonien. Nach Entstehung des Cytophors trennen sich Spermatogonien und Spermatocyten während des Reisestadiums vollständig vom Cytophor ab; während des Ruhezustandes des Kernes liegen sie im Cytophorplasma. Die Spermatogonien weisen in der Leibeshöhle 4 und 2 Reifeteilungen auf; somit entstehen in jedem Cytophor 64, selten aber 128 Spermatozoiden. Sämtliche Teilungsprozesse der Spermatogonien verlaufen synchronistisch. Die sich teilenden Spermatogonien besitzen 4 Chromosomen. Während der Trennung vom Cytophor entstehen im Plasma der einzelnen Spermatogonien weder chromidiale, noch plastosome Bildungen. Die Kerne der Spermatogonien und der Spermatocyten verteilen sich an der Peripherie des Cytophors. Bei den Spermatocyten wird nahe an dem Kerne an der, dem Cytophor zugewandten Seite, ein Bezirk homogenen (wie Plastin färbenden Plasmas) bemerkbar. Dieser Bezirk nimmt bald eine Kugelform an und wird später dem Zellkerne an Grösse gleich. Die entstandenen Kugeln (Voigt's «Nebenkörper») weisen eine ganz homogene Struktur auf und scheinen eine besondere Hülle zu haben. Gleichzeitig mit der vollen Entwickelung von Voigt's «Nebenkörper», findet eine Reihe von Veränderungen statt, sowie in diesem selbst, als auch im Kern, die zur Entstehung der Spermatozoiden führen. Das Kernchromatin kondensiert sich und bildet eine ununterbrochene färbungsfähige Masse, die sich an der Hüllenperipherie segmentförmig verteilt. Der übrige Teil des Kernes ist mit homogener Plastinmasse angefüllt.

Im nächstfolgenden Stadium umhüllt das Chromatin die Plastinmasse, die sich im Vergleich zu dem vorhergehenden Stadium stark in ihrem Volumen verkleinert. Gleichzeitig nimmt der Kern eine charakteristische Kopfform an, die sich jedoch von der definitiven noch unterscheidet. Der Kopf ist in diesem Entwickelungsstadium oval, inmitten mit Plastinmasse angefüllt und besitzt viel Chromatin. In der Mitte des Kopfes wird das Plastin von einem sich mit Eisenhaematoxylin dunkel färbenden Spiralfaden durchzogen. Am Ende dieses Fadens bemerkt man die Perforatoriumzuspitzung. Der Kopf nimmt im Laufe der weiteren Entwickelung die Form eines Chromatinzylinders mit einem konischem Perforatorium an. Voigt's Nebenkörper zerteilt sich gleichzeitig in dichtere, an der Periphe-

rie ligende, und im inneren minder kompakte und sich heller färbende Masse. Während dieses Kopfstadiums scheidet Voigt's Nebenkörper spiralförmigen Faden aus, an dessen Vorderende sich der Kopf des Spermatozoids befindet; am Hinterende befindet sich der Nebenkörper in Form einer gesprengten Kugel. Der spiralförmige Faden ist ziemlich intensiv gefärbt. Dieser spiralförmige Teil des Spermatozoids entspricht dem Mittelstück anderer Autoren. Das spiralförmige Mittelstück verliert seine Färbungsfähigkeit; es verlängert sich jedoch gleichzeitig das Perforatorium und stellt einen Faden vor, der an Länge den Kopf 60 mal übertrifft (0,3 mm.). Diese Perforatoriumverlängerung ist der Spermatozoidenkofpborste bei Myxine und Discoglossus (Ballowitz) ganz analog. Diesen Faden hält Voigt irrtümlich für eine Spermatozoidflagelle.

Somit besteht der Spermatozoid Branchiobdella aus 1) einem zylinderförmigen Kopf (0,006 mm.); mit Perforatorium (0,3 mm.); 2) einem spiralförmigen Teil (0,03 mm.), und 3) einer sehr kleinen Flagelle.

Bei der Entstehung der genannten Spermatozoidteile ist es mir nicht gelungen Mitochondrien als einzelne Körnchen festzustellen.

Ecklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind mit dem Zeichenapparat auf dem Niveau des Tisches ausgeführt worden.

Fig 1. Z. $^1/_{12}''$. 8 C. oc.—Eine freihe Spermatogonie.

Fig. 2. Z. $^1/_{12}''$. 8 C. oc.—Zwei Spermatogonien, die durch eine plasmatische Brücke mit dem künftigen Cytophor verbunden sind.

Fig. 3. Z. $^1/_{12}''$. 8 C. oc.—Das Ruhestadium der Spermatogonie der 3/ten Teilung. Das Spermatogonial und Cytophorplasma ist zusammengeflossen.

Fig. 4. Z. 2 mm. 8 C. oc.—Das Stadium der Synapsis.

Fig. 5. Z. $^1/_{12}''$ 8 C. oc.—Die Spermatogonien isolieren sich vollständig wärend der Teilung von dem Cytophorplasma.

Fig. 6. 2 mm. 8 C. oc.—Die Verteilung der Spermatocytkerne wärend der Ruheperiode auf der Peripherie des Cytophors.

Fig. 7. 2 mm. 8 C. oc. Die erste Erscheinung der Voigtischen Nebenkörper.

Fig. 8. 2 mm. 8 C. oc. Das Herausdringen der Voigtischen Nebenkörper auf der Peripherie des Cytophors.

Fig. 9. 2 mm. 8 C. oc.—Die volle Entwickelung der Voigtischen Nebenkörper.

Fig. 10. 2 mm. 8 C. oc.—Die Umwandlung des Spermienkerns in das Spermienköpfchen.

Fig. 11. $^1/_{12}''$. 8 C. oc.—Die Verteilung des Chromatins und Plastins in dem sich formierenden Spermienköpfchen.

Fig 12. 2 mm. 8 C. oc.—Eine weiter vorgeschrittene Anderung des Köpfchens. Eine Verkleinerung des Chromatin und Plastinvolumens.

Fig. 13. $^1/_{12}''$ 8 C. oc.—Das Kopfchen wird rundlicher und grösser mit einem unförbbarem scharfem Spitze.stücke auf dem Ende.

Fig. 14. 2 mm. 8 Coc.— Das Plastin inmitten des Chromatins in dem sich bildenden Köpfchen. Durch den letzteren ziehen sich umdrehende Fäden.

Fig. 15. 2 mm. 8 C. oc.—Das Plasma des Voigtischen Nebenkörper hat sich in einen festen Aussenrand und eine weniger kompakte Innnemasse geteilt.

Fig. 16. 2 mm. 8 C. oc.—Cytophor und Nebenkörpər mit einem noch nicht gebildeten Kopfe; der Kopfgeissel ist aber schon entstanden.

Fig. 17. 2 mm. 8 C. oc.—Ein gut ausgebildeter Spermatasoidköpfchen; das Mittelstück hat eine Korkzieherform und befindet sich im Zusammenhang mit dem Nebenkörper.

Fig 18. Z. $^1/_{12}''$ 4 C. oc.—Eine Phagocytzelle.

Исследования по эмбриологии кольчатых червей.

К вопросу о развитии энтодермы у Rhynchelmis limosella Hoffm.

Г. А. Шмидт.

Из Кабинета Эмбриологии и Гистологии 1-го Московского Государственного Университета.

1. Введение.

В своей работе о развитии энтодермы у Protoclepsis tesselata я указал на то, что было бы любопытно сравнить процессы, наблюдавшиеся мною при развитии внутреннего зародышевого листка у этой пиявки с развитием энтодермы у Rhynchelmis. Тогда я не мог этого сделать, т. к. не мог достать работу Вейдовского — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (1888—1892). Ознакомившись впоследствии с нею, я к своей неожиданности увидел, что Вейдовский описывает в развитии энтодермы у Rhynchelmis limosella факты, необычайно похожие на образование внутрижелточной кишки у Protoclepsis tesselata, хотя придает внутрижелточной кишке Rhynchelmis иную судьбу, чем у Protoclepsis.

В этом сообщении я хочу разобраться в описываемых Вейдовским фактах, т. к. думаю, что его описание происхождения кишечного эпителия у Rhynhelmis не соответствует действительности.

2. Развитие энтодермы у Rhynchelmis (по данным F. R. Vejdowsky — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen 1888—1892).

Энтодерма у Rhynchelmis происходит от макромеров всех четырех квадрантов. Первое дробление макромеров на энтодермальные бластомеры происходит (стр. 175)—«во время деления переднего мезомера на микромеры или немного раньше». В отделении энтодермальных бластомеров нет никакой правильности.

Вейдовский усматривает закономерность лишь в следующем (стр. 176):

1) каждый макромер увеличивается перед делением; 2) возникшие вновь макромеры, лежащие как раз под микро- и мезомерами, меньше материнских бластомеров (Mutterkugeln), из которых они отпочковались; 3) большие материнские бластомеры сдвигаются ближе к вегетативному полюсу стадии дробления. В результате дробления энтодермальных бластомеров самые маленькие из них находятся как раз под микромерами, наибольшие же, напротив, оказываются лежащими на вегетативном полюсе (рисунки 4 и 5 табл. XI).

Гаструляцию Вейдовский описывает так: (§ 5 Gastrula, стр. 178), в результате периода дробления микромеры образуют непрерывный слой наружного зародышевого листка (или Epiblast'а), а энтодермальные бластомеры дают плотный комплекс внутреннего зародышевого листка (или Hypoblast'а). Вследствие огромной величины клеток Hypoblast'а, при чем внутри них не возникает полость первичной кишки (стр. 179), «здесь не может быть никакой речи о типической гаструле (Leptogastrula Haeckel)». Вейдовский видит у Rhynchelmis типичную «Pachygastrula» в смысле Haeckel'я». Процесс перехода зародышевых полосок с анимальной на вегетативную сторону Вейдовский сравнивает не с эпиболией, но с инвагинацией, при которой (стр. 189): «одновременно действуют три главных составных части—Epi- и Hypoblast и мезобластические полоски».

В главе 7-ой следует описание дальнейших процессов развития энтодермы (Der Embryonalkörper von Rhynchelmis, стр. 274). К моменту соединения зародышевых полос на вентральной стороне, в группе энтодермальных бластомеров происходят очень важные изменения. До этой стадии Hypoblast состоял из плотной массы полиэдрических клеток (см. рис. 9, 11 табл. XXI), при чем центральные клетки значительно крупнее, нежели периферические; последние располагаются эпителиобразно. Затем из этих эпителиобразных бластомеров развиваются свободные мезенхиматозные элементы, имеющие неправильную форму, с плазмой, свободной от желтка. Эти (стр. 275) «плазматические (т.-е. свободные от желтка) клетки находятся разбросанными в желточной массе неправильно, большею частью, однако, приближаясь к центру (фиг. 10, табл. XXI d. d.). Эти клетки должны быть подвижными, что заставляет предполагать также их амебовидное строение.

Они движутся от периферии к центру, их цитоплазма окрашивается от пикрокармина в розовый цвет, ядро—в интенсивно красный». Из таких неправильно контурированных, отростчатых элементов строится дефинитивный кишечный эпителий; они располагаются радиально друг подле друга вокруг центральной плоскости, которая сначала не велика, но потом увеличивается. Вейдовский считает вероятным, что размножение этих элементов совершается путем амитотических делений. Центральную полость Вейдовский считает за просвет будущей кишечной трубки. В образовании полости, по его мнению, принимают участие уже существующие у зародыша рот и стомодеум (стр. 276). «Посредством ротового отверстия эмбрион заглатывает белковую жидкость, которая таким образом приходит в соприкосновение с желтком. Вследствие этого происходит новый вид ассимиляции в желточных шарах, который может существенно содействовать преобразованию желточных шариков в зернистую плазму».

Последние стадии развития энтодермы описаны Вейдовским в 11 отделе (Органогения Oligochaeta § 2 Hypoblast и пищеварительный канал). «На табл. XXII (фиг 2 и 3) наглядно представлены вертикальные продольные разрезы через 2 следующих одна за другой стадии. Фиг. 2 представляет более молодую стадию с готовым стомодеумом (st), который является прямым продолжением впячивания эпибластов до больших шаров Hypoblast'а. Последние пока не ограничивают никакой полости. Напротив, из фиг. 3 видно, что стомодеум продолжается в узкий канал, который в конце концов переходит в объемистую полость. Во всех исследованных мною эмбрионах соответствующего возраста я находил полость и, нередко, прозрачную, диффузно окрашивающуюся субстанцию, которую я рассматриваю как заглотанную белковую жидкость. Кзади следует опять плотный, состоящий из желточных клеток Hypoblast. Стенки довольно низки и состоят из частью резорбированных шаров Hypoblast'а, которые внутри выстланы плоским эпителием». Происхождение клеток этого эпителия Вейдовский представляет так, что сначала протоплазма окаймляет край желточных шаров, а затем в этот протоплазматический слой входят ядра. Доказательство этому Вейдовский находит в том, что «тонкие протоплазматические лучи вытекают из желточных шаров и образуют по периферии полости плазматическую кайму. В отдельных частях лучей не видно никаких ядер, тогда как в других они группируются неправильно,

и, наконец, видны ядра еще в потоках плазмы, которые как раз достигают упомянутой каймы. Только вторично ядра располагаются правильно». Вейдовский видит в этом способе (стр. 311) «модификацию описанного сначала способа—образования мезенхимных клеток внутри желточной массы, при чем, чем старше эмбрионы, тем быстрее образуется окончательный кишечный эпителий последним способом».

Клетки дефинитивного кишечного эпителия не отграничены от желточных шаров: это видно как на поперечных разрезах (табл. XXII, 6, 7 а, 10 ос), так и на продольных (табл. XXII, фиг 3), стр. 312. «Таким образом становится возможным питание эпителиальных клеток желточными элементами, и действительно они увеличиваются в размерах. Взрослые клетки кишечного эпителия (табл. XXII, фиг. 12 ер) клиновидной формы, выдаются расширенным концом в кишечную полость и очень рано показывают ресничковидные выросты. Их ядра очень велики. Задними суженными концами клетки сливаются частью с плазматическими островками, чтобы увеличиться на их счет. Я не мог убедиться, делятся ли они, так как я не видел ни кариокинетических ни акинетических фигур».

Очень любопытно дальнейшее описание—«рядом с настоящими клетками кишечного эпителия видны в стенках образующегося желудочного отдела кишки под muscularis (табл. XXII, фиг 12 m) еще многочисленные, большие и частью разветвленные клетки (в), содержимое которых почти гиалиновая, редко слегка мелко зернистая протоплазма и одно большое шаровидное ядро. Между этими клетками и кишечным эпителием находятся остатки желточных клеток. Какое значение имеют эти клетки и участвуют ли они впоследствии в образовании кишечного эпителия, я не мог решить» [1]).

В заключение Вейдовский замечает, что «первоначальные шары Hypoblast'а испытывают сложные превращения, чтобы образовать окончательный кишечный эпителий».

Далее Вейдовский останавливается на сравнительной оценке явлений развития энтодермы у Rhynchelmis, наблюдавшихся им (стр. 312). «Данное мною описание существенно разнится от излагаемого Ковалевским образования дефинитив-

---

[1]) Вероятно эти клетки (см. ниже) и есть не что иное, как клетки дефинитивной энтодермы.

ного кишечного эпителия. Названный исследователь наблюдал, что шары гипобласта («Darmdrüsenkeimzellen») претерпевают превращение очень поздно и именно так, «что их ядра, вместо того, чтобы лежать в середине, перешли к периферии клеток и оказываются лежащими непосредственно под кишечно-волокнистой пластинкой («Darmfaserplatte») (l. c. табл. V, фиг. 36). По моему взгляду, мы имеем здесь дело с периферическими клетками гипобласта, возникновение которых мы могли проследить во время деления этих шаров. В этом отношении согласуется рисунок Ковалевского (l. c. фиг. 38) с моим (табл. XXII, фиг. 10, hp.). Сравнение рисунков показывает, что плазматические клетки переселяются не наружу, но к центральному просвету будущего пищевода. О более поздней стадии Ковалевский говорит (l. c. стр. 19): «Внутренние из зародышевых кишечно-железистых клеток уже использованы и возникает вследствие этого центральная полость, в которой еще (фиг. 40) лежат 3 безъядерных кучки желточных зернышек; напротив того шаров ядра, граничащих с кишечно-волокнистой пластинкой, лежат кучками в окружающей их протоплазме, которая не распадается в обособляющиеся друг от друга клетки, и продолжения которой часто тянутся до периферии, продолжающих быть все еще отграниченными шаров». Приведенный рисунок Ковалевского очевидно изображает более молодую стадию, чем описанная мною (фиг. 11, табл. XXI), однако я думаю, что Ковалевский просмотрел протягивающиеся между желточными зернышками плазматические тяжи с ядрами. Подобные картины, какие изображает Ковалевский, я получал от рано вынутых из коконов зародышей, которых я воспитывал изолированно в воде. От таких червей я имею препараты, которые Ковалевский изображает в своем рис. 41 и о которых он говорит: «На одном проведенном более кпереди разрезе (фиг. 41) мы находим уже очень обширную кишечную полость, в стенках которой кучки желточных зерен и протоплазма с ее ядрами занимают почти одинаковое пространство; при дальнейшем развитии используется остаток желтка, и в молодом Euaxes виден уже настоящий эпителий, который одевает кишку».

В первоначальном описании (1886 г.) возникновения кишечного эпителия у Rhynchelmis Вейдовский принимал (стр. 313), что периферические преобразованные клетки гипобласта делаются дефинитивным эпителием. «Тогда я не видел мезенхиматозных клеток и плазматических островков с ядрами». Вей-

довский упоминает об этом потому, что Whitman, основываясь на первом сообщении Вейдовского, указывает на идентичность образования эпителия в желудке Rhynchelmis и Clepsine (1887 г., стр. 133—138). Приведу то, что пишет Вейдовский по этому поводу: «По данным Whitman кишечный эпителий у Clepsine образуется из 3-х макромеров или энтобластов так, что ядра последних размножаются и появляются на поверхности макромеров в особых плазматических островках, которые названы им «Entoplast'ами». Из этих энтопластов образуется на поверхности желтка очень уплощенный эпителий, который в конце концов делается цилиндрическим эпителием. Поэтому «остаточный желток» заключается в окончательной энтодерме, где он резорбируется и ассимилируется. Это единственное питание молодого червя, даже когда он отделяется от материнского тела. Отсюда существует значительная разница в положении дефинитивного кишечного эпителия у Rhynchelmis и Clepsine. Если же мы назовем энтобластами, по примеру Whitman, те низкие клетки, которые возникают в желтке Rhynchelmis и выстилают вышеупомянутую кишечную полость, то у Rhynchelmis имеется как раз обратное тому, что встречается у Clepsine. Образование дефинитивного кишечного эпителия у Clepsine и Rhynchelmis Вейдовский сравнивает в следующей таблице (стр. 314—315):

Clepsine.	**Rhynchelmis.**
1. 3 макромера или эндопласта.	1. 4 макромера.
2. Многочисленные энтопласты, т.-е. протоплазматические острова с ядрами без клеточных оболочек.	2. Многочисленные шары Hypoblast'a, возникшие деления первых. На периферии маленькие клетки Hypoblast'a, которые в конце концов содержат тонко зернистую протоплазму.
3. Из энтопластов возникает очень уплощенный эпителий и из него.	3. После резорбции мебран богатых желтком шаров Hypoblast'ов возникают плазматические острова с многочисленными ядрами или отдельные плазматические клетки, которые перемещаются от периферии к центральной полости и здесь образуют низкий эпителий.
4. Высокий цилиндрический эпителий, который заключает желток.	4. Клетки последнего делаются цилиндрическим эпителием, элементы которого находятся в связи с оставшимся желтком и им питаются. Снаружи желток окружен еще особыми клетками с большими ядрами.

Вейдовский сравнивает развитие окончательного кишечного эпителия у Nereis cultrifera с Rhynchelmis (стр. 315)— «образование окончательного кишечного эпителия, соответствующее тому, что у Rhynchelmis, повидимому, встречается у Nereis cultrifera. По Заленскому (Etudes sur le développement des Annélides. II Partie Arch. de Biologie. 1882, III, p. 562 etc.—1887, VI, p. 628 etc.), первичный Hypoblast этой полихеты состоит из 4—5 шаров, дейтоплазма которых отделена от протоплазмы. Последняя находится в центре, ее ядра делятся; отдельные плазматические части, однако, остаются довольно долго соединенными друг с другом и образуют дефинитивную или вторичную энтодерму. Мне кажется, что у Nereis существует совершенно сходный переход будущего кишечного эпителия из желточной массы, как у Rhynchelmis. Рисунки Заленского (l. c. табл. XXIV и XXV), фиг. 16 N A, B, 17, 17, N A, 18 N, 19 N B, 19 N, 21 N и 22 N B, укрепляют меня в моем взгляде».

«И что действительно существует переход у первоначальных 4 шаров Hypoblast'a дифференцированных протоплазматических островков вместе с их ядрами на внутреннюю периферию кишечной полости, показывает самая последняя работа C. Wistinghausen (Untersuch. über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mittheilung aus der Zool. Stat. Neapel. 10 Bd. 1891 г.) о развитии Nereis Dumerilii. Здесь образуются сначала 4 протоплазматические скопления, каждое с одним большим ядром на вегетативном полюсе макромеров, которые автор обозначает как «4 первично энтодермальных клетки», соответствующие энтопластам Clepsine. После размножения ядер в волокнистой протоплазме совершается переселение их вдоль борозд деления и возникает в конце концов связный клеточный слой».

3. Развитие энтодермы у Protoclepsis tesselata.

Я опишу развитие энтодермы у Protoclepsis tesselata, так как это изложено в моей работе 1917 г., однако после новой проверки того же материала. Эпителий средней кишки у этой пиявки происходит от ядер макромеров A, B, C, при чем ядра эти, сильно размножившись, выходят на поверхность желточной массы и здесь образуют клеточный слой, переходящий впоследствии в эпителий средней кишки. Деление первоначальных ядер макромеров A, B, C (стр. 4) с образованием свободных (энтодермальных) ядер начинается до образования полного числа телобластов. Повидимому (стр. 6), в образо-

вании энтодермы принимают участие и тело и мезобласты; после окончания процесса отделения ими элементов зародышевых полос, оставшиеся внутри тело- и мезобластов ядра испытывают (амитотические?) деления, так что на их месте лежат кучки ядер. Нет никаких данных, чтобы эти ядра имели иную судьбу, чем ядра макромеров A, B, C.

Любопытные изменения происходят в ядрах энтодермальных макромеров. Я предложил называть эти ядра термином «внутрижелточное ядро» (стр. 7; пожалуй, лучше сказать «внутрижелтковое»). На ранних стадиях, до образования зародышевых полос, в макромерах A, B и C видны на разрезах немногочисленные крупные ядра; они сменяются ко времени роста зародышевых полос многочисленными более мелкими ядрами, имеющими правильную округлую форму и окруженными участками слабо окрашивающейся мелкозернистой плазмы, имеющей как бы амебообразную форму (стр. 8). Характерно для внутрижелтковых ядер нахождение в них большого круглого ядрышка, сильно окрашивающегося ядерными красками (борн. кармином, гемалауном и т. п.).

На стадиях соединения зародышевых полос на вентральной стороне, внутрижелтковые ядра получают неправильную форму—их очертания делаются извилистыми, количество протоплазмы вокруг ядер уменьшается, и, наконец, она совершенно исчезает у зародыша, изображенного на стр. 6 (рис. Д). На этих стадиях (зародыш довольно значительно вырос в длину, при чем у переднего конца тела виден зачаток хобота) внутрижелтковые ядра на разрезах представляются точно сдавливаемые желточными шариками, составляющими главную массу макромеров A, B и C; ядра имеют угловатую, иногда как бы звездчатую форму и очень сильно окрашиваются борным кармином или гемалауном, так что никакой внутренней структуры в ядре нельзя различить. Такие ядра в виде густо красящихся ядерными красками угловатых комочков во множестве рассеяны в желтке макромеров A, B и C. Любопытно, что способность внутрижелтковых ядер сплошь окрашиваться имеет свой максимум (приблизительно, ко времени первой закладки хобота), а затем на более поздних стадиях ядра снова начинают не так сильно окрашиваться, при чем внутри еще темно окрашенного ядра можно заметить ядрышко (рис. 6, табл. I). Затем уже только у зародыша, имеющего заднюю присоску, ядра внутри желтка нормально окрашиваются—в светлом пространстве оболочки видна зернистость хроматина и ядрышко (одно

или два). Форма ядер продолжает быть неправильной и никаких участков плазмы вокруг ядра не видно. Около этого времени ядра начинают вылезать на поверхность желточной массы и там превращаются в элементы эпителия средней кишки.

Наиболее понятное соображение по поводу изменений внутрижелтковых ядер, которое прежде всего приходит на ум—это связь изменений в ядрах с изменениями, совершающимися в желтке. На стадиях зародышей с растущими зародышевыми полосами желток в поверхностном слое представляется в виде крупных и мелких зерен самой различной величины, в центре же макромеров A, B и C желток представляет плотную массу и желточные зерна имеют неправильную угловатую форму. К концу изменений в ядрах—на упомянутой стадии очень молодой пиявки, когда начинается закладка эпителия средней кишки,—весь желток представляется в виде круглых зерен средней величины с мельчайшими зернами между ними. Вероятно, в ядрах происходят процессы выделения каких-либо веществ (вследствие чего получается сильная равномерная окрашиваемость всего ядра), вызывающих распад желточных шариков и одновременно изменение их химических свойств.

Близ места отделения первого квартета микромеров у зародыша Protoclepsis имеется в желтке группа клеток, примыкающая к элементам головной лопасти с одной стороны, а с другой впячивающаяся в желток. Эта группа, повидимому, представляет клетки, обособившиеся от макромеров A, B и C (4—5 квартета микромеров). Судьба ее замечательна. В своей работе я назвал ее «первичной энтодермой». Первичная энтодерма делается заметной на тотальном препарате ко времени, когда зародышевые полосы находятся еще на анимальном полюсе зародыша, однако, уже начали отодвигаться друг от друга.

Любопытно отметить, что на ранних стадиях развития в клетках первичной энтодермы попадаются митозы. Повидимому, первичная энтодерма увеличивается в размерах не только делением составляющих ее клеток, но и на счет новых внутрижелтковых ядер, присоединяющихся к ней.

У зародыша с экваториальными зародышевыми полосами первичная энтодерма, увеличиваясь в размерах простирается кзади. Внутри ее появилась полость в виде щели, вокруг которой элементы первичной энтодермы располагаются в виде цилиндрического эпителия. Ядра клеток первичной энтодермы продолжают сохра-

нять круглую форму; они с довольно значительным количеством хроматина и крупным ядрышком. По мере развития первичная энтодерма продолжает обнаруживать ту же тенденцию к удлинению в направлении к заднему концу зародыша. Одновременно увеличивается ее полость, и первичная энтодерма получает вид мешка со стенкой из одного слоя клеток, со всех сторон окруженного желтком. Так как этот внутрижелточный кишечник расположен более к дорзальной стороне, то он виден хорошо на тотальных препаратах, рассматриваемых с дорзальной стороны. У эмбриона с зародышевыми полосами, сошедшимися на всем своем протяжении, внутрижелточный кишечник еще довольно короток (см. рис. C и E работы 1917 г.). На поперечных разрезах зародышей этой стадии полость кишечника оказывается довольно большой, при чем весь кишечник сплющен в косо-дорзовентральном направлении, почему на разрезе имеет вид сплющенного овала, расположенного косо (длинною своею осью не вполне параллельно) к поверхности зародыша. Клеточная стенка состоит из эпителиобразных элементов, но клетки расположены не столь правильно, как на более ранних стадиях. Любопытно отметить, что местами в клетках видны зерна желтка, повидимому, усваиваемого клетками внутрижелточной кишки. Вероятно, около этого времени (стр. 12, рис. E) полость кишечника открывается наружу.

На следующих стадиях внутрижелточная кишка продолжает расти кзади. Наибольшей длины она достигает у эмбриона с начавшимся образовываться хоботом (рис. Д), здесь задний конец находится почти у середины зародыша. Рассматривая на тотальном препарате, видно, что внутрижелточная кишка образует изгиб и сзади оканчивается слепо. Передний конец внутрижелточной кишки доходит до передней границы макромеров А, В и С и переходит в хобот. Ее полость развита равномерно на всем протяжении. В передней части полость вытянута в поперечном направлении (кишка здесь сдавлена в дорзовентральном направлении—параллельно поверхности зародыша), кзади полость внутрижелточной кишки сжата с боков—кишка располагается на поперечном разрезе длинной осью перпендикулярно к поверхности зародыша. Клетки внутрижелточной кишки продолжают сохранять эпителиобразное расположение, однако, ядра имеют менее правильную форму, чем на ранних стадиях развития. Местами в ядрах видны картины, очень напоминающие амитоз (рис. 5, табл. I). От внутрижелточной

кишки отходят плазматические выросты, направляющиеся на границах между макромерами A, B и C к периферии последних.

На более поздних стадиях внутрижелточная кишка перестает расти в длину (следовательно, относительно, в сравнении с длиной тела зародыша, делается короче); любопытно отметить ее перемещение внутрь желточной массы. У зародышей с хорошо развитым хоботом внутрижелточная кишка заметна на тотальном препарате в центре массы желтка в виде довольно объемистого, слабо очерченного образования. На разрезах устанавливается, что в переднем участке кишки, непосредственно примыкающем к основанию хобота, полость исчезла, кзади, наоборот, полость очень расширена и в значительной мере начинает заполняться желтком; на границах между бластомерами A, B и C видны опять-таки плазматические выросты, отходящие от внутрижелточного кишечника. На этой стадии внутрижелтковые ядра снова начинают «просветляться — окрашиваются не столь сильно ядерными красками. На еще более поздних стадиях (ко времени образования брюшной присоски, см. рис. F) первичная кишка впереди распадается, так что, рассматривая ее по длине, можно видеть, что между ее передним концом и основанием хобота находится свободное пространство. Внутрижелточная кишка в виде пузыря, потерявшего сообщение с наружной средой, лежит в центре желтковой массы. Полость сохранившегося остатка первичной кишки заполняется желтком, стенка ее уплощается (стр. 14), клеточных границ в ней не заметно. Ясно выражены плазматические выросты на границах между бластомерами, в которых расположены местами ядра; так как ядер этих раньше не было и так как эти ядра можно найти как в плазматических выростах у самой стенки внутрижелточного кишечника (иногда в месте отхождения плазматических выростов от остатка внутрижелточной кишки), так и в частях близких к периферии желточной массы, то я считаю очень вероятным, что эти ядра представляют ядра внутрижелточной кишки, которые вылезают на поверхность желтка. Я думаю, что не все ядра внутрижелточной кишки вылезают на поверхность желточной массы по выростам; они могут добираться до нее обычным путем, пробираясь между желточными шариками.

Ядра на этой стадии очень светло окрашиваются, неправильной формы, с 1—2 или больше ядрышковидными массами хроматина.

На этой и более поздних стадиях совершается массовый выход внутрижелточных ядер на поверхность желточной массы и образование ими клеточного слоя, окружающего желток и переходящего после в эпителий средней кишки. Любопытно, что энтодермальные ядра на этих стадиях лишены особого участка плазмы: вылезающее на поверхность желточной массы ядро «голое», если не считать ничтожной плазматической прослойки между зернами желтка. Эта прослойка окружает, нужно думать, и ядра хорошо выраженного, плазматического слоя по периферии желточной массы, как изображает Whitman, которую я, однако, не видал. Ввиду этого на известной стадии на поверхности желточной массы у зародыша Protoclepsis tesselata находятся ядра, вокруг которых протоплазмы почти незаметно; только позднее количество плазмы вокруг них увеличивается, и эти энтодермальные клетки получают тогда характер плоского эпителия (3-я стадия W h i t m a n, см. стр. 138. 1887 г.).

В заключение я сведу коротко главнейшие моменты развития энтодермы у Protoclepsis tesselata, для чего опишу несколько характерных стадий. 1) Яйцо к моменту обособления полного числа телобластов: под местом нахождения 1-го квартета макромеров на поверхности энтодермальных бластомеров лежат несколько круглых клеток, образующие вместе небольшой округлый комплекс клеток, без признаков полости внутри него. Это зачаток первичной энтодермы — будущей внутрижелточной кишки, который можно сравнить с энтодермальными квартетами макромеров у Polychaeta. В желтке энтодермальных бластомеров находится довольно много крупных ядер, с участками плазмы вокруг них, которые произошли от ядер энтодермальных бластомеров A, B и C после окончания последними процесса отделения квартетов микромеров. 2) Зародыши с короткими зародышевыми полосами на дорзальной стороне: первичная энтодерма увеличилась в размерах путем деления составляющих ее клеток, продолжает сохранять округлый вид, полости внутрижелточной кишки еще нет; количество ядер внутри желтка увеличилось, ядра меньших размеров, чем раньше, и продолжают быть окруженными участками плазмы; окрашиваемость и структура ядер обычная. 3) Зародыши с экваториальными зародышевыми полосами: первичная энтодерма слегка удлинилась кзади, появилась полость внутрижелточной кишки, вокруг которой клетки принимают эпителиобразное расположение, внутрижелтковые ядра частью присоединяются к первичной

энтодерме; цитологические особенности их не отличаются существенно от предыдущей стадии. 4) Зародыши с зародышевыми полосами, сошедшимися на брюшной стороне по всей длине: первичная энтодерма значительно удлинилась кзади, полость ее сжата в дорзовентральном направлении, впереди полость сообщается с помощью зачатка пищевода с наружной средой; внутрижелтковые ядра отличаются значительно более неправильной формой, чем на предыдущей стадии; окрашиваемость обычна. 5) Зародыш, выросший в длину, с ясным зачатком хобота: первичная кишка достигает почти до середины тела зародыша, заканчиваясь кзади слепо; спереди она непосредственно примыкает к основанию зачатка пищевода; ядра внутри желтка имеют неправильную угловатую форму и сплошь окрашиваются ядерными красками, не заметно ни ядерного сока, ни частей ядерной сети, ни участков плазмы вокруг них. 6) Зародыш с хорошо развитым хоботом: полость внутрижелточной кишки сильно увеличивается, заполняясь жидкими составными частями желтка; кишка увеличилась в длину и толщину не делениями составляющих ее клеток, а вследствие раздувания ее полости; в передней части полость замыкается, таким образом непосредственную связь с хоботом внутрижелточная кишка теряет; ядра внутри желтка начинают окрашиваться не сплошь, как на стадии 5-й; плазматических участков вокруг ядер нет. 7) Стадия зародыша в виде очень молодой пиявки: хорошо развита задняя и передняя присоска, в кишечнике только чуть имеются зачатки боковых перетяжек, из которых разовьются боковые выросты зоба. Внутрижелточная кишка лежит изолированно в центре желточной массы, ее полость заполнена желтком, ядра стенки ее вылезают в желток, может быть, главным образом, добираясь до поверхности желточной массы по плазматическим выростам; внутрижелтковые ядра окрашиваются нормально—в светлом ядре видны одна—две ядрышкообразных хроматинных массы и немного хроматиновой зернистости. Форма этих ядер очень неправильна; на этой и более поздних стадиях совершается на всей поверхности желтка вылезание ядер на поверхность желтковой массы.

4. Сравнение развития энтодермы у Rhynchelmis и Protoclepsis.

Факты по развитию энтодермы у Protoclepsis tesselata в значительной мере позволяют разобраться в особенностях развития энтодермы у Rhynchelmis limosella и дают известный надежный

критерий, чтобы сказать, в чем правда и чего недостает в описаниях Вейдовского и Ковалевского.

Прежде всего, очевидно, Вейдовский показал, что у Rhynchelmis существует образование желточной кишки, при чем, однако, по мнению Вейдовского, она не распадается, подобно схожему образованию Protoclepsis, но переходит в эпителий средней кишки,—всасывая желток базальными частями своих клеток, которые (базальные части) смотрят у Rhynchelmis наружу, у Protoclepsis же—внутрь. Я не буду останавливаться на очень любопытной разнице в развитии энтодермы у 2-х рассматриваемых объектов и многократном дроблении энтодермальных бластомеров у Rhynchelmis, также опущу соображения Вейдовского о гаструляции у Rhynchelmis.

Начну с описания первой закладки внутрижелточного кишечника (глава 7, стр. 274). Она происходит у Rhynchelmis к моменту соединения зародышевых полос на вентральной стороне. На табл. XXI Вейдовский дает тотальный рисунок соответствующего зародыша, который представляет стадию, немного более раннюю, чем зародыш Protoclepsis рисунка С моей работы. Фиг. 9, 10 и 11 Вейдовского—поперечные разрезы того же зародыша, при чем внутрижелточная кишка видна лишь на фиг. 10, сделанной с разреза, проведенного у переднего конца тела зародыша; следовательно, закладка внутрижелточного кишечника у Rhynchelmis по положению отвечает закладке того же образования у Protoclepsis. Любопытно на этих рисунках, что, тогда как в переднем разрезе (фиг. 10) границы между энтодермальными бластомерами почти незаметны (слегка заметны лишь у самой периферии группы энтодермальных бластомеров), в задних разрезах (рисунки 9 и 11) они развиты вполне ясно.

Как и когда появляется первый зачаток внутрижелточной кишки у Rhynchelmis? Самую раннюю стадию Вейдовский описывает в только что упомянутом рисунке. Если так, то образование внутрижелточной кишки у Rhynchelmis существенно отличается от Protoclepsis. У последней первый зачаток (см. выше) составляют внутренние микромеры (Earlier entoderm Whitman'a, 1887 г., стр. 137), т.-е. элементы, обособляющиеся от макромеров А, В и С,—по Вейдовскому же у Rhynchelmis внутрижелточный кишечник возникает из свободно-желточных элементов («мезенхиматозных», по терминологии Вейдовского), которые происходят из бывших раньше «эпителиобразных периферических клеток». На

рисунках Вейдовского разрезов ранних стадий, напр., фиг. 7 табл. XXI, всюду, где элементы энтодермального комплекса сплошь имеют такой характер «полиэдрических, тесно лежащих клеток»— вокруг ядра, лежащего в центре каждой клетки, не заметно особого участка плазмы, следовательно, превращение полиэдрических элементов в мезенхиматозные состоит прежде всего в концентрации плазмы вокруг ядер.

Соображения Вейдовского об образовании полости в энтодермальном комплексе (1888—1892 г.г., стр. 276, см. выше) при участии белка мне не кажутся вероятными. Во всяком случае нужно отметить, что описания и рисунков ранней закладки полости внутрижелточной кишки Вейдовский не дает. Если момент заглатывания белка и играет известную роль в образовании полости, то, вероятно, лишь в качестве механического фактора [1]), но сомнительно, чтобы в качестве химического агента, как это выходит из описания Вейдовского («происходит новый вид ассимиляции в желточных шариках, который приводит к превращению желточных шариков в зернистую плазму», стр. 276).

В описании дальнейших стадий я укажу прежде всего на то, что я считаю ошибкой наблюдений Вейдовского. У него на рисунке 11 табл. XXI имеется изображение внутрижелточной кишки эмбриона до полного схождения зародышевых полос. совершенно невероятно, чтобы на рис. 2 табл. XXII, где зародыш гораздо более поздней стадии, еще не было бы внутрижелточной кишки. Можно предположить одно из двух: или у Rhynchelmis'a образование внутрижелточной кишки подвержено настолько большим вариациям, что даже не у всех зародышей она имеется, или Вейдовский зарисовал косой разрез, в который первичная кишка не попала.

Фиг. 3 табл. XXII Вейдовского очень напоминает стадию внутрижелточной кишки у Protoclepsis—у зародыша с хорошо развитым хоботом. Однако, «светлая, слабо диффузно окрашивающаяся субстанция», которую Вейдовский рассматривает, как «заглотанную белковую жидкость», может быть, так же, как у Protoclepsis, происходит вследствие просачива-

---

[1]) Если вообще существует заглатывание белка у зародыша Rhynchelmis; может быть, здесь заглатывания нет, а белок имеет исключительно механическое значение, как у Glossosiphonidae, где всегда внутри коконов существует прозрачная, жидкая белковая масса.

ния жидких составных частей желточной массы в полость первичной кишки. Любопытно сходство в образовании протоплазматических тяжей у Rhynchelmis и Protoclepsis; как видно из вышеизложенного, Вейдовский придает этим «feine Protoplasmastrahlen» значение путей, по которым лезут ядра (так же, как и я для Protoclepsis), но, тогда как у Protoclepsis, несомненно, движение ядер совершается в направлении к периферии желточной массы, Вейдовский описывает движение ядер в сторону первичной кишки, где они и располагаются [1].

Если справедливо то, что говорит Вейдовский на стр. 311 (см. выше), то внутрижелточная кишка на стадиях, когда она дегенерирует у Protoclepsis, наоборот, развивается сильнее у Rhynchelmis. Однако, рисунков, подтверждающих свое утверждение, Вейдовский не дает, и количество стадий, в которых он изучал развитие внутрижелточного кишечника, невелико: рис. 6, 7, 9 и 10 табл. XXII изображают поперечные разрезы зародышей, одинаковых с рис. 2 и 3. Весьма вероятно, что его предположение, что по мере резорбирования желточных шариков «более интенсивно возникают эпителиальные клетки кишечника», покоится на самом деле на явлении увеличения внутрижелточной кишки в объеме, что происходит и у Protoclepsis. Очень любопытно предположение Вейдовского, что клетки внутрижелточной кишки участвуют в усвоении желтка. Его рисунок 12 таб. XXII представляет разрез передней части кишечника зародыша довольно позднего, где участок внутрижелточной кишки еще сохранен (может быть, отчасти в связи с колоссальным количеством желтка в яйцах у Rhynchelmis). Внутрижелточная кишка у Rhynchelmis, действительно, сохраняется дольше, чем у Protoclepsis, участвуя в виде клеточного комплекса в процессе усвоения желтка. В том же рис. 12 табл. XXII Вейдовский описывает ядра, лежащие у периферии желточной массы (b): «Какое значение имеют эти клетки и участвуют ли они в образовании кишечного эпителия у Rhynchelmis, я не могу решить,—говорит Вейдовский,—я допускаю, что эти клетки и есть не что иное, как клетки окончательного эпителия кишки».

---

[1]) Любопытно, что на рис. 9 табл. XXII Вейдовского ядра в желтке окрашены темнее, чем на остальных рисунках. Вейдовский этого не отмечает, но мне думается, что в данном отношении опять-таки имеется аналогия с Protoclepsis, внутрижелточные ядра которой на стадиях зародышей с образующимся хоботом (см. выше, стр. 86.) имеют ядра, очень густо красящиеся ядерными красками.

Итак, я считаю (это предположение, базирующееся на сравнительно критическом разборе данных Вейдовского, было бы очень желательно подтвердить соответствующими исследованиями над Rhynchelmis), что внутрижелточная кишка у Rhynchelmis так же, как у Protoclepsis, дегенерирует, возможно, однако, сохраняясь дольше, чем у Protoclepsis; окончательный эпителий средней кишки возникает из элементов, вылезающих на поверхность желточной массы. Момент вылезания ядер на поверхность желточной массы Вейдовский и наблюдал в своих ядрах «b» рисунка 12, табл. XXII. С этой точки зрения понятной делается разница в наблюдениях Вейдовского и Ковалевского (и самого Вейдовского в ранней работе).

Замечание Вейдовского, что на рис. 36 Ковалевского мы имеем дело с периферическими клетками Hypoblast'а, очевидно, справедливо. Относительно более поздних стадий, описываемых Ковалевским, несомненно, что он не наблюдал внутрижелточной кишки, что вполне понятно, так как все вообще его рисунки не изображают центральной части желтковой массы.— так это на рисунке 40, где, во-первых, неизвестно, не проведен ли разрез кзади от самого заднего конца внутрижелточной кишки, а, во-вторых, на этом рисунке, очевидно, часть энтодермальных бластомеров выломалась из разреза.

Однако, я считаю вполне возможным, что рис. 41 Ковалевского поздней стадии соответствует действительности: ядра из желтка для образования окончательного эпителия все-таки мигрируют к периферии, чтобы здесь образовать эпителий.

Очень может быть, что Ковалевский верно описал образование окончательного кишечного эпителия на поверхности желточной массы, но он не наблюдал образования внутрижелточной кишки; Вейдовский наблюдал это последнее, но не проследил ее судьбы, а оборвал исследование на стадиях наибольшего развития внутрижелточного кишечника (однако, по аналогии с Protoclepsis можно предположить, что в этот момент уже началась дегенерация последнего) и отсюда вывел заключение, что дефинитивный эпителий у Rhynchelmis не одевает снаружи желточную массу, а находится в ее центре. Если бы это было так, то Вейдовский должен был бы показать процесс просачивания желточной массы наглядно и путем последовательных стадий до момента сформирования кишечного эпителия, который лежит у сформи-

рованного молодого червя под внутренней боковой пластинкой мезодермы,—этого Вейдовский не сделал.

На основании изложенных соображений, понятны различия в выводах в предварительном сообщении Вейдовского и в его последней работе. Вейдовский в первом сообщении не проследил образования внутрижелточной кишки; благодаря этому упущению он верно описывает возникновение кишечного эпителия; во второй работе Вейдовский все внимание свое остановил на действительно крайне интересном факте образования внутрижелточного кишечника и придал ему значение зачатка окончательного кишечного эпителия.

Также понятны те различия, которые Вейдовский делает между развитием энтодермы у Glossosiphonidae и Rhynchelmis. Уайтмэн у исследованных им Glossosiphonidae не нашел внутрижелточного провизорного кишечника. Отсюда возникла таблица, изображенная Вейдовским.

5. Общие заключения.

Теперь перейду к вопросу о значении провизорного внутрижелточного кишечника у Rhynchelmis и Protoclepsis.

Прежде всего несомненно, что этот провизорный кишечник в том и другом случае показывает большое сходство как по общему строению, так и по отношению к переднему концу (характерным отличием является положение: у Protoclepsis внутрижелточный кишечник расположен очень близко к дорзальной стороне зародыша, у Rhynchelmis, наоборот, он лежит ближе к вентральной стороне).

В интересующем нас вопросе любопытным является существование внутрижелточного кишечника у полихэты Capitella capitata по Eisig (см. об этом мою работу 1917, стр. 15—16): здесь внутрижелточный кишечник возникает из энтодермальных ядер, группирующихся в центре желточной массы в мешковидный зачаток, затем открывающийся наружу—на месте будущего рта—так же, как у Protoclepsis и Rhynchelmis. Мешковидный внутрижелточный кишечник у Capitella дегенерирует, просуществовав 1 сутки.

Факт существования в трех разных классах Annelides внутрижелточного кишечника очень интересен; так как здесь идет речь о провизорном образовании, то невольно приходит мысль, что этому образованию можно придавать и известное филогенетическое значение. Eisig в своих общих соображениях о развитии внутри-

желточной кишки у Capitella (стр. 42 и 176—185) считает, что мы имеем дело с эмболической гаструлой, вследствие особенностей развития—именно вследствие переполнения желтком яйца,—имеющей особый способ образования; E i s i g допускает, что у других представителей семейства capitellidae, у которых яйца мелки и бедны желтком, должен быть типичный эмболический способ образования энтодермы [1]). Я думаю, что это не так: несомненно, что переполнение желтком может иметь важное влияние на ход эмбриональных процессов, но этим одним вопрос не решается. Как бы то ни было, можно сделать следующий вывод из сравнительного изучения развития энтодермы у Rhynchelmis и Protoclepsis: у предков этих форм существовал какой-то иной, отличный от теперешнего, способ образования энтодермы. Во-первых, закладка кишечного эпителия совершалась на гораздо более ранней стадии, чем теперь; во-вторых, при этой закладке сразу имелась хорошо образованная полость кишечника, которую окружал однородный эпителиальный пласт; в-третьих, этот эмбриональный кишечник открывался наружу на месте настоящего ротового отверстия. О какой филогенетической стадии говорит нам закладка внутрижелточного кишечника? Об общем ли олигохетном предке, очень примитивном, у которого в развитии энтодермы был мало дифференцированный детерминированный тип (был ли этот тип эмболией, как думает E i s i g,—данных для такого мнения у нас пока нет), или о более отдаленном предке—морском кольчатом черве, более примитивном, чем любой из представителей современных Polychaeta (в таком случае можно было бы сказать, что внутрижелточная кишка Protoclepsis и Rynchelmis представляет кишечник трохофоры), или,

---

[1]) E i s i g в своем сравнительном очерке касается и явлений развития энтодермы у Rhynchelmis, и тут непонятно то, что он ни разу не говорит о внутрижелточной кишке у Rhynchelmis; достаточно взглянуть на рисунки Вейдовского (напр., 10 табл. XXI или 3, 6, 7 табл. XXII), чтобы исследователь, наблюдавший у другого представителя Annelides образование внутрижелточного кишечника, не мог пройти мимо этого образования. Так как E i s i g не говорит ни слова о той части описания Вейдовского, которая касается развития внутрижелточного кишечника, то, очевидно, не обратил внимания ни на рисунки, ни на описание.

С другой стороны, E i s i g пытается найти (1899, стр. 179) у Rhynchelmis аналога внутрижелточной кишке Capitella в периферическом эпителевидном расположении мелких энтобластов. Мне такое сравнение не представляется допустимым: образование периферического слоя мелких энтобластов, на мой взгляд, должно говорить не о примитивном явлении, а скорее об особенностях, представляющих специальные характерные черты для развития данной группы—Oligochaeta microdrili.

наконец, этот провизорный способ образования энтодермы нам говорит о целентератном предке Rhynchelmis и Protoclepsis. Я думаю, что одно можно утверждать: этот общий предок, имевший примитивный способ образования энтодермы, не должен был иметь хорошо выраженного детерминированного дробления; иными словами, имеет вероятность предположение, что образование внутрижелточного провизорного кишечника у Rhynchelmis, Capitella и Protoclepsis представляет способ образования, сохранившийся от додетерминированного периода в эволюции эмбриональных зачатков названных форм.

Упомянутая литература.

1. Eisig, H. Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. 13. 1899.

2. Kowalevsky, A. O. Embryol. Stud. an Würmern und Athropoden. Memoires de l'Academie Imperial des Sciences de St.-Petersbourg, VII-e Serie, Tome XVI, N. 12. 1871.

3. Шмидт, Г. А. К развитию энтодермы у Protoclepsis tesselata. O. F. Mülleri. Дневник Зоологического Отделения Об-ва Л. Е. А. и Э. Том. IV, № 1. 1917 г.

4. Vejdowsky, Fr. Die Embryonalentwicklung von Rhynchelmis (Euaxes). Vorläufige Bemerkungen. Sitzungsberichte der Königl. Bömischen Gesellschaft der Wissenschaft. Math.-Naturw. Cl. 1886.

5. Он же. Entwickelungsgecshichtliche Untersuchungen, Prag, 1888—1892 г.

6. Whitman. C. O. A contribution to the history of the germlayers in Clepsine. Journal of Morphology, vol. 1, 1887.

Zur Frage über die Entwickelung des Entoderms bei der Rhynchelmis limosella Hoffm.

G. Schmidt.

(*Aus dem Kabinet für Embryologie und Histologie Universität zu Moskau.*)

Vejdowskiy hat bei der Rhynchelmis (1888—92) äusserst eigenartige Entwickelungsprozesse des Entoderms beschrieben. Bei diesem Tiere entsteht das Entoderm aus den Makromeren aller 4 Quadranten. Die ursprünglichen Makromeren furchen sich vielmals, ein Häufchen zahlreicher Entodermalblastomeren bildend, in welchem die kleineren näher dem Animalpol, die grösseren dem Vegetativpol liegen. Das Häufchen der Entodermalblastomeren nennt Vejdowsky den Hypoblast, in dem er meint, dass sich bei der *Rhynchelmis*

limosella die Gastrulationsprozesse durch das Fehlen der Urdarmhöhle charakterisieren; die Gastrula der Rhynchelmis hält er für ein typisch Häckelsche Pachygastrula (S. 179).

Also finden sich nach Vejdowsky zum Moment der Gastrulation zahlreiche von einander abgesonderte Blastomeren, die eine dichte Masse Furchungskugeln von ungleicher Grösse, bei denen im Zentrum ihrer Zellenkörper Kerne liegen. Im Moment der Vereinigung der Keimstreifen auf der Ventralseite lassen sich wichtige Veränderungen in den Entodermalblastomeren beobachten, die, erstens im Verschwinden der Grenzen der einzelnen Blastomeren bestehen (daher ihre Vereinigung zu einer Gesammtdottermasse), zweitens, im Anhäufen des Plasmas um die Kerne. Als Resultat dieser Veränderungen ergeben sich aus den Entodermalblastomeren dotterfreie, amöbenförmige Zellen. Nach Vejdowsky's Beschreibung bewegen sich diese Zellen von der Peripherie zum Zentrum (S. 275) und verbinden sich hier eng nebeneinander, einen kleinen, sich nach aussen durch das Stomodeum und den Mund öffnenden Sack bildend. Die weitere Dimensionenvergrösserung dieses Sackes geschieht durch das Zugesellen neuer Zellenelemente aus dem Dotter, wobei sich die Höhlung zugleich stark vergrössert. Vejdowsky meint, dass aus diesem, innerhalb des Dotters liegenden Entodermalkeim, das Epitel des Darmkanals entsteht, seine Höhlung aber zur zukünftigen Höhlung des Darmrohres wird.

Die sich auf späteren Stadien zu dem Entodermalkeim hinzugesellenden neuen Kerne reichen ihn durch dünne plasmatische Stränge, die aus den Dotterkugeln zum Entodermalkeim hinzufliessen. Die Zellen des Entodermalkeimes (Vejdowsky spricht über «das definitiv Darmepitel») sind von den Dotterkugeln nicht abgeteilt, weshalb (S. 312) «die Ernährung der Epitelialzellen aus den Dotterelementen ermöglicht wird; wir sehen tatsächlich, dass sie an ihrer Grösse zu nehmen». In den spätesten von Vejdowsky beobachteten Entwickelungsstadien des Darmepitels haben die Zellen des Entodermalkeimes folgendes Aussehen—mit den Worten Vejdowsky's sprechend: «Die erwachsenen Zellen des Darmepitels (Taf. XXII, Fig. 12, ep.) sind keilförmig, ragen mit den verbreiteten Enden in die Darmhöhle hinein und zeigen frühzeitig wimperartige Fortsätze. Ihre Kerne sind sehr gross. Mit den hinteren verengten Enden fliessen die Zellen teils mit der Dotterelementen, teils mit den plasmatischen Inseln zusammen, um sich auf deren kosten zu vergrössern». Es ist bemerkenswert, dass sich an der Peripherie der Dottermasse «zahlrei-

che grosse und meist verästelte Zellen (b) befinden, deren Inhalt ein fast hyalines, selten schwach feinkörniges Protoplasma und je ein grosser kugeliger Kern ist, befinden». «Was für eine Bedeutung (sagt weiter Vejdowsky) diese Zellen haben, und ob sie sich vielleicht später an der Bildung des Darmepitels beteiligen, vermag ich derzeit nicht zu entscheiden». Ich meine, dass diese letzte Bemerkung gerade passend ist: wahrscheinlich stellen diese peripheren Zellen nichts anderes vor, als vom Zentrum zur Peripherie zurückmigrierende Kerne, die hier in die Elemente des Darmepitels verwandelt werden.

Zu letzterem Schluss nötigen mich hauptsächlich die der Rhynchelmis äusserst ähnlichen Entwickelungsprozesse des Entoderms bei der Protoclepsis tesseata; nach meinen Beobachtungen (1917) erscheinen bei der Protoclepsis die Makromeren A, B u. C. als Entodermalblastomeren, deren Kerne, von Plasmaabschnitten umringt, sich vielfach furchen (nach der Terminologie Whitmans «free nuclee» oder Entoplasten, oder nach meiner Terminologie—«Innendotterkerne» bilden). In ziemlich spätem Entwickelungsstadium dringen bei dem formiertem Blutegel (mit gut entwickeltem Bauchsaugnapf) die Kerne auf die Dotteroberfläche und bilden eine Darmepitelialschicht, die zuerst aus flachen, dann zylindrischwerdenden Epitelzellen gebildet wird. Mit der Resorption der Dottermasse erscheint die Darmkanalhöhlung. Solche Entwickelungsprozesse entsprechen vollkommen der Beschreibung der Entodermalentwickelung bei anderen Glossosiphoniden (nach den Arbeiten Whitmans).

Existiert jedoch neben einem solchen «normalen» Entwickelungsgange des Entoderms für diese Gruppe noch ein anderer: bei der Protoclepsis tesselata legt sich innerhalb der Dottermasse ein provisorischer Darm an. Der Keim des Innendotterdarms gibt kleine, fast dotterlose Blastomeren, die sich von den Entodermalmakromeren A, B. u. C. zum Animalpol abteilen—sie können mit den Mikromeren des 4 und 5. Quartetts der Polychaeta verglichen werden. Diese am Anfange kleinen Blastomeren geben in ihrem Volumen ganz unbedeutende Häufchen von Entodermalblastomeren, die im Gebiete des ersten Mikromerenquartetts gelagert sind. Wärend seines Entwickelungsganges vergrössern sich seine Dimensionen und nach der Vereinigung der Keimstreifen auf der Ventralseite verschiebt er sich zur Dorsalseite des Embryos, wobei die Richtung seiner Längsaxe mit der Längsaxe des Embryos zusammenfällt. Beim Embryo mit den equatorial gelagerten Keimstreifen erscheint in dem beschriebenen Entodermalkomplex (wir wollen ihn das primäre Entoderm nennen)

eine lückenartige Höhle, die allmählich wächst. Als Resultat entsteht im Dotter der am Hinterrande blinde, am Vorderrande mit der aussenwelt durch Vermittelung des Rüsselkeims sich verbindende Darm. Der Innendotterdarm wächst nach hinten. Im Zustande seiner grössten Entwickelung erreicht er beinahe die Länge des halben Embryos (beim Embryo mit deutlich unterscheidbarem Rüsselkeim); während aber zugleich ein Rückenentwickelungsprozess im Darme stattfindet, vergrössert sich seine Höhlung stark,—er befreit sich von der Verbindung mit der Base des Rüssels und die Zellen seines Vorderabschnitts gehen auseinander. Die Innendotterdarmhöhlung füllt sich mit Dotter und verschwindet zuletzt. Die Kerne der Zellen, welche bei ihrer Bildung teilnahmen, gelangen wieder in den Dotter und dringen zur Oberfläche der Dottermasse, wo sie neben den übrigen Innendotterkernen an der Bildung des Darmepitels vorhanden sind.

Wahrscheinlich finden dieselben Prozesse im allgemeinen auch bei der Rhynchelmis statt. Unterschiede sind: 1) die zahlreichen Entoblasten bei der Rhynchelmis und 2) andere Anlage bei letzterem Tiere des innerhalb des Dotters liegenden Darms.

Vejdowsky gibt allerdings keine detaillierte Beschreibung der Anlage des Urdarms, er sagt jedoch, dass der Kern innerhalb des Dotters aus «epitelartigen peripheren Zellen», also nicht aus einer fixierten Zahl weniger Blastomeren entstehe. Die Entwickelungsstadien der Rhynchelmis (ähnlich denen, die auf Fig. 3. Taf. XXII abgebildet sind), erinnern uns sehr an die Entwickelungsstadien der Protoclepsis (die der Abb. 6, Taf. I meiner Arbeit). Hier verstärkt sich die Aehnlichkeit infolge der Existenz plasmatischer Stränge bei der Rhynchelmis, die sich von dem Innendotterdarm zur Peripherie der Dottermasse erstrecken. Auch die Anwesenheit der Kerne innerhalb ihrer ist eine Aehnlichkeit; während bei der Protoclepsis diese Kerne zweifellos auf die Oberfläche der Dottermasse dringen, beschreibt Vejdowsky die Bewegung der Kerne in entgegengesetzter Richtung. Wenn dem so ist, so könnten wir anerkennen, dass der Innendotterdarm sowohl bei der Rhynchelmis, als auch der Protoclepsis, ähnliche Abstammung und Morphologie in den Stadien der besten Entwickelung zeigt. Im Gegenteil das Schicksal ist in diesem und jenem Fall verschieden: bei der Protoclepsis verschwindet er, bei der Rhynchelmis dagegen entwickelt er sich stärker. Wir haben, vorläufig, keine Beweise, die dieses bestätigten—die Zahl der von Vejdowsky beschriebenen Stadien ist sehr gering (das einzige verhältnissmässig späte ist Fig. 12, Taf. XXII); hier bemerkt gerade

Vejdowsky solche periphere Elemente, deren Schicksal ihm unklar geblieben ist; auch der Keim des Innendotterdarmes selbst, oder, wie er ihn nennt, des Darmepitels, genügt noch lange nicht für die Beweisung, dass wir es hier mit einer in das Darmepitel übergehenden Bildung zu tun haben: die Zellen haben teils die Verbindung miteinander verloren—die Darmhöhlung ist geschlossen.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass bei der Rhynchelmis, wie auch bei der Protoclepsis, der Innendotterdarm zerfällt, das endgültige Epitel aber aus Elementen entsteht, die auf die Oberfläche der Dottermasse treten. Von diesem Standpunkt aus ist der Unterschied des von Vejdowsky und Kowalewsky Beschriebenen erklärlich. Kowalewsky (1871) beobachtete, dass das Darmepitel bei der Rhynchelmis an der Peripherie der Dottermasse aus nahe von ihrer Oberfläche gruppierten Kernen entsteht. Obschon es hier, wahrscheinlich, auch der Fall ist, hat aber Kowalewsky, wie auch Vejdowsky in seiner ersten Mitteilung (1886), keine Innendotterdarmbildung beobachtet. In seiner zweiten Arbeit richtete Vejdowsky seine ganze Aufmerksamkeit auf die Erscheinung der Innendotterdarmsbildung; ihr Schicksal würde wiederum nicht genügend detailliert verfolgt, weshalb seine Schlüsse über die Entwickelung des Darmepitels bei der Rhynchelmis, mit denen von Kowalewsky auseinander gegangen sind.

In den Entwickelungsprozessen des Entoderms bei beiden Tieren ist die Existenz eines provisorischen, innerhalb des Dotters liegenden Darms, besonders bemerkenswert. Ein solcher Darm existiert auch (nach Eysig) in der Entwickelung der Polychaete—Capitella capitata. Ich glaube, dass dieses Faktum auf den der 3 Vertretern des Annelidentypus gemeinsame Ahnen hinweist, die einen schwach differenzierten determinierten Entwickelungstypus hatten; es ist, mit anderen Worten, möglich, dass der provisorische Innendotterdarm von einer einst gewesenen vordeterminierten Periode in der Evolution der Embryonalkeime (der 3 besprochenen Formen) spricht.

Окраска куколок махаона. (Papilio Machaon).

Е. Габричевский.

(Из Института Сравнительной Анатомии 1-го Московского Государственного Университета.)

С одной таблицей рисунков. Таб. II, стр. 117.

Более ста гусениц махаона (P. Machaon), собранных мною в течение лета и осени 1921 г., дали мне возможность поставить несколько небольших серий опытов для выяснения влияния обстановки, а также действия видимых и невидимых лучей спектра на пигментацию куколок.

Несколько кустарная постановка опытов, благодаря отсутствию лаборатории, дала, тем не менее, результаты, совершенно совпадающие с точными опытами L. Brecher, произведенными над гусеницами и куколками обыкновенной капустницы (Pieris brassicae) в 1920 г.[1]).

В степных пространствах юга России (Воронежская губерния) махаон имеет два поколения: первое вылупляется в начале июня и откладывает свои яички на зонтичное Libanotis montana, второе поколение, воспитанное на этом кормовом растении, летает в середине августа, откладывая свои яички уже на другое зонтичное, Silaus Besseri, цветущее в это время и растущее на солонцах в степных балках; куколки второго, а также часть куколок первого поколения зимуют, сохраняя в течение всей зимы свои яркие и разнообразные окраски, приобретенные в течение лета или осени.

Не наблюдается различия в окраске между бабочками того и другого поколения, не замечается и существенного различия между полиморфными окрасками куколок, гусеницы которых питались в одних случаях зелено-бурыми стеблями и семенами

---

[1]) Работа L. Brecher, напечатанная в Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, 1920, была мне тогда незнакома.

летнего питающего растения, а в других—ярко-зелеными частями солончакового морковника.

Другие условия, а именно световые лучи и невидимые лучи, а также их отражение от разных поверхностей играют как будто первенствующую роль в окраске куколок, активируя или подавляя деятельность хромогенных ферментов.

Чувствительность к световым лучам у личинок этого вида своеобразная и, отличаясь от того, что происходит у куколок других дневных чешуекрылых, указывает на несомненную специализацию этих приспособительных окрасок.

Во-первых, куколки махаона могут частично реагировать на свет; в самом деле, Фишеру удалось, затемняя половину живой куколки и оставляя другую половину подверженной солнечному свету, получить половину куколки темной, а другую половину светло-зеленой. Эта способность, говорящая за местную чувствительность уже самой гиподермы к лучам, не получается у куколок других дневных чешуекрылых.

Во-вторых, в разные стадии развития, кончая последней линькой и моментом закукления, гусеницы чувствительны (у P. Machaon и у Vanessa urticae) к различным лучам в разной степени, чего не наблюдается у Pieris brassicae (по словам L. Brecher, и что значительно упрощает и ее опыты и ее выводы).

При постановке моих опытов стадии были особенно приняты во вниманiе; заключаются они в следующем: когда закончилось питание гусеницы, последняя начинает странствовать в поисках за подходящим местом для закукления—эта стадия I, слабо чувствительная к лучам и окружающей обстановке, длится сутки и более и заканчивается опорожнением содержимого кишечника, после чего начинается немедленно же II стадия. Это состояние весьма чувствительно к внешним агентам и является, пожалуй, наиболее решительным моментом, определяющим цвет будущей куколки; во время этой стадии гусеница как бы отдыхает в течение пятнадцати часов, найдя удобное место для закукления. Эта стадия заканчивается началом деятельной работы гусеницы по прикреплению задних сегментов тела шелком и продеванию шелковинки кругом тела (длина этой работы 2—3 часа). Стадия III: гусеница уже продела свое тело через шелковое кольцо и с этих пор уже не двигается, ибо тут же начинаются процессы гистолиза; эта стадия длится от 18 часов до двух недель в зависимости от температуры. IV стадия начинается разрывом кутикулы гусеницы и вылуплением

куколки и длится около 2 часов; во время этого процесса происходят быстрые цветовые изменения в окраске куколки от ярко-желтовато-зеленого или оливково-зеленого до того дефинитивного цвета, который принимается куколкой уже окончательно и бесповоротно на многие месяцы (см. рисунки). У некоторых куколок желтовато-зеленый цвет так и остается на всю куколковую жизнь, у других темно-зеленый цвет переходит постепенно в черный, а более светло-зеленые участки постепенно белеют и могут стать снежно-белыми. Несмотря на эти быстрые химические цветные реакции, становящиеся под конец уже неизменяемыми и *необратимыми*, нужно отметить, что дефинитивная окраска все же уже детерминирована во время стадий III, ибо уже при первом появлении нежной куколковой кутикулы из-под разорванной шкурки гусеницы можно уже по ее цвету определить, будет ли будущая куколка светлого типа или темного. Не исключена, тем не менее, возможность, как мне думается, что и стадия IV тоже чувствительна к свету и другим раздражителям, но в меньшей степени, нежели предыдущие стадии (Dürken считает эту стадию у капустницы наиболее чувствительной). Все полученные куколки по своей окраске можно разделить на следующие типы: *куколки «среднего типа»* с частичным проявлением меланина (см. рис. 1); *куколки темные*: a) совершенно черные (рис. 2), b) черные с белыми полосами на спине (рис. 3), c) черные с темно-желтыми полосами на спине (рис. 4); *куколки пестрые* (рис. 5): голова и передняя часть тела почти черные, абдоминальные сегменты белые, но без черной спинной полосы; *куколки светлые*: a) светло-коричневые с красноватым оттенком (рис. 6), b) почти белые, слегка грязновато-коричневые (рис. 7), c) *куколки типа «желто-розового»* («gelblichrosa», название данное L. Brecher для аналогичного типа у капустницы): окрашены со спины местами в бледно-желтый, местами в розовато-белый цвет, нижняя часть и бока куколки светло-охристые, иногда почти белые, иногда лапки совершенно черные; d) куколки желто-зеленые (рис. 8), весьма яркие, иногда совсем желтые (рис. 9, 10).

Куколка «среднего типа», изображенная на рис. 1, получается тогда, когда гусеница и куколка проводят все четыре стадии в полной темноте. У меня они воспитывались в жестяных коробках с ничтожно маленькими отверстиями, через которые все-таки пробивался немного дневной свет. *Таблица I* показывает серию опытов, давших куколок типичного «среднего типа».

Куколки этого типа отличаются грязновато-белым оттенком светло окрашенных участков тела, спинная темная полоса помечена лишь слегка мелкими разбросанными черными и красноватыми скоплениями пигмента (меланина); крылья почти лишены пигмента, и нижняя часть головы у некоторых куколок также без меланина, зато боковые полосы вдоль стигм груди и брюшка, а также вся нижняя поверхность вдоль сложенных лапок пигментированы весьма сильно, подобно тому, что имеется у более темных экземпляров (рис. 1).

Обращаясь к таблице I, мы видим, что куколки этого типа получаются тогда, когда стадия I и II (по крайшей мере) проведены гусеницей в темноте; когда же гусеницы до стадии I, а также стадии III и IV провели вдобавок в темноте, то все куколки уже без исключения получаются этого среднего типа (особенно наглядно это видно на серии куколок № 78—91). При выставлении куколок на свет во время стадий III и IV, вынутых из темноты, действие света на куколок, находящихся один раз на белом фоне, а другой раз на красном, ни в чем не сказалось у № 10, 11 и 22. Иное получилось у № 20: стадия III, несомненно, оказалась чувствительной к желтым лучам, так как куколка получилась «среднего типа» благодаря пребыванию в темноте во время стадий I, II, появившаяся желтизна говорит за реакцию во время последних двух стадий.

Особняком стоят № 34, 39, которые значительно темнее всех остальных, и это вполне понятно, раз куколки и гусеницы воспитывались не в полной темноте, ибо полная темнота во время ст. I, II, III и IV задерживает образование пигмента; последний, наоборот, на слабом свете, а иногда и при сильном свете проявляется в полной мере. Какой вывод можно сделать на основании этих данных и почему получаются сравнительно светлые куколки в темноте?

В полной темноте не только отсутствуют все лучи видимой части спектра, но отсутствуют и ультрафиолетовые, и инфракрасные невидимые лучи; отсутствие ультрафиолетовых, вызывающих образование меланина у куколок, помещенных на свету на разных фонах (см. дальше), объясняет нам, почему куколки в полной темноте лишь частично покрываются темными пигментами и более светлы, нежели те, которые провели чувствительные стадии на сильном свету на темных поверхностях.

Мы видим, что куколки махаона также реагируют на ультрафиолетовые лучи, как и куколки капустницы у L. Brecher; но у обеих бабочек остается непонятным, почему даже при полной темноте часть пигмента все же появляется, несмотря на отсутствие ультрафиолетовых лучей, и почему у Vanessa Jo получаются черные куколки в темноте? (Kathariner.)

Переходим теперь к группе темных куколок. Таблица II показывает серию опытов, давших либо куколок совершенно темных, как на рис. 2, либо таких, у которых совершенно черные участки тела и полосы чередуются со снежно-белыми полосами, как изображено на рис. 3.

Решающим фактором, определяющим окраску будущей куколки, является стадия II. Действительно, куколки «среднего типа» все провели стадию II в темноте (см. таблицу I); все куколки черные и черные с белым провели стадию II на свету на фоне черных поверхностей (получились самые черные куколки) и на фоне разноцветных поверхностей или цветных акварельных растворов [1]) (см. таблицу II) получились куколки черные с белым. Проводили ли гусеницы свои ранние стадии развития, а также стадию I на свету или в темноте, безразлично, так как цвет куколок детерминирован позднее, а именно во время стадии II.

Ультрафиолетовые и голубые лучи, сопровождающие видимые лучи, частью отражаются от черных поверхностей и вызвали максимальное потемнение и меланизацию этих куколок (№ 4, 24 и 46 таблица II, рис. 2), дошедшее до такой степени, что обычно белые участки едва заметны у этих насекомых в виде темно-охристых пятен на крыльях и тергитах брюшка.

Остальные куколки, помещенные на таблице II (рис. 3), приобрели черную окраску, с черной спинной полосой и двумя белыми полосами от нее по бокам. Этот тип куколок махаона, у которых есть как будто какая-то химическая корреляция между полным потемнением одних участков (главным образом, вдоль стигм) и полным побелением других, получается опять благодаря действию ультрафиолетовых лучей, отраженных от цветных поверхностей и растворов, при чем вне всякого сомнения, судя по данным 2-ой таблицы, что стадия III имеет некоторое значение для реализации цвета будущей куколки. В самом деле мы видим, что все куколки,

[1]) Куколки помещались в длинные пробирки, а последние погружались в стакан с водой, подкрашенной тем или иным раствором; чтобы пробирки опустились глубже, в них была всыпана дробь, прикрытая в некоторых пробирках ватой.

помещенные во время стадии III не на черной поверхности, а на других цветных фонах, не получились совершенно темные, а черные с белым, более светлые в своих белых участках кожи, нежели наиболее темные куколки.

Что касается до самого цвета фона, то он играет роль лишь постольку, поскольку он отражает в большей или в меньшей степени ультрафиолетовые, голубые (инфракрасные лучи см. ниже), лучи, действующие на потемнение куколки, помещенной на том или ином расстоянии от фона или раствора (когда куколка в пробирке).

Для более ясного понимания остальных типов окрасок, полученных мною, перейдем сначала к разбору желто-зеленых куколок и посмотрим от чего зависит эта окраска.

Куколки этого типа (рис. 9 и 10) отличаются зеленовато-желтой спиной и более зелеными крыльями, головой и нижней поверхностью тела. Эта окраска может быть названа—«хлорофилоидной» (или «метахлорофилоидной», по Poulton'у) и зависит от присутствия, по всей вероятности, каких-то химических соединений, близких к ксантофилму, когда имеется более желтый цвет, и хлорофила, когда цвет более зеленый [1]). Присутствуют эти соединения в лимфе и в жировом теле, чем и обусловливается окраска этого типа у куколок махаона. Интересно отметить и следует особенно подчеркнуть полное отсутствие меланиновых пигментных скоплений и каких бы то ни было пигментов коричневого или красноватого тона а также желтизну жирового тела, которое у куколок, снабженных темной пигментацией, в большинстве случаев ярко-белого или грязно-белого цвета и только в редких случаях (см. далее) может быть желтым, что мне удалось получить искусственно при помощи длительного воздействия красных лучей на гусениц и куколок (рис. 4). Обращаясь к таблице III, мы видим, что воздействие яркого солнечного света на гусениц во время линек и стадий I, II и III и пребывание их вдалеке от каких бы то ни было темных или цветных поверхностей (все перечисленные №№ куколок провели стадию I и II на концах тоненьких полочек, за стеклом, без фона, а во время стадии III были либо подвешены на ниточках в желтых банках, либо проводили III стадию в пробирках, на дне которых была

---

[1]) Гистологическое исследование кутикулы и гиподермы может разъяснить нам и локализацию черного и желтого пигмента и даже их химическую природу, если при фиксациях мы будем следить за реакциями желтого и зеленого пигмента.

положена дробь, покрытая сверху ватой) подавляет меланизацию, а желтые лучи солнечного света во время стадий II и III вызывают и дают без исключения желто-зелено окрашенных куколок. Пребывание куколок за желтым стеклом или в тех или иных растворах, дающих оранжевый или желтый свет во время стадии III, должно нам дать 100% желтых и зеленоватых куколок, так как при такой постановке опытов действие желтых лучей еще усилено по сравнению с тем, что было во время стадий I и II при солнечном свете (см. №№ 18, 19, 91—103 и другие). Несмотря на однородность полученных результатов этой серии опытов, некоторые куколки получились все же темного типа, что меня весьма озадачивало и для чего я не мог сразу найти объяснения. Объяснение коренилось в неточности постановки опыта, но эта неточность выяснила безусловную чувствительность стадии III к ультрафиолетовым лучам. Дело в следующем: единичные экземпляры темных куколок получились только тогда, когда для стадии III употреблялись темно-голубые растворы, но небольшое затемнение во время стадии III все-таки не имело сколько-нибудь решающего значения на окраску куколки, ибо мы видим, что максимальная чувствительность падала на стадию II, к ультрафиолетовым голубым и желтым лучам видимой части спектра. Темные куколки получились благодаря тому, что в некоторых пробирках дробь [1]) не была прикрыта ватой, и эта черная поверхность, сильно отражая ультрафиолетовые лучи, повлияла на пигментацию куколок.

Из этого ясно вытекает, что стадия III остается весьма чувствительной к ультрафиолетовым лучам; мало того, имея под рукой более обильный материал, можно было бы решить вопрос, на каком расстоянии от черной поверхности и во время стадии III прекращается пигментирующая деятельность отраженных лучей.

Из таблицы III видно еще (№ 51—54, 43), что удлинение стадии III чуть ли не в три раза, до 70 часов (нормально ст. III равна 28 часам),—зависящее от неизвестных причин,—не влечет за собою изменений при освещении желтыми лучами.

Таблица IV показывает нам серию опытов для выяснения влияния красных лучей на окраску куколок: у №№ 55—59. куколки были помещены за красное стекло только во время стадии III и IV, в то время как все остальное время гусеницы провели на ярком дневном свете, подобно тем гусеницам, которые

---

[1]) Смотри примечание на стр. 102.

фигурировали в предыдущей серии на таблице IV. Все, за исключением одной, изображенной на рис. 3 таблицы II, получились желто-зелеными, благодаря пребыванию во время стадии II на свету и действию желтых лучей, примешанных к красному свету во время стадии III. Темная куколка получилась потому, что ящик был снабжен красным окантованным стеклом, и этот кант давал возможность некоторым гусеницам в этом опыте, а также в некоторых дальнейших опытах. закукляться и проводить чувствительные стадии в полутьме, в темных углах, слабо освещенных прямыми или отраженными красными лучами. Весьма вероятно, что неоднородность условий в этом ящике и создала ту пестроту результатов, которую мы видим у гусениц и куколок, подвергнутых действию красных лучей в течение всей личиночной жизни, кончая стадией IV.

В результате этого длительного воздействия красных лучей получились куколки пяти разных типов окрасок, из которых один тип, а именно черные куколки с желтыми полосами (то остающимися после стадии IV, то становящимися белыми несколько времени спустя), рис. 4 или рис. 3, по исчезновении желтизны, является весьма характерным, как пример реакции на красные лучи и не встречающийся ни в природе ни при других моих экспериментах; эти куколки как бы соединяют в себе признаки окраски черных и желтых куколок, так как передняя часть тела, голова, нижняя часть, широкая спинная и две боковые полосы вдоль стигм черного цвета, но обе светлые полосы охристого или желтоватого цвета, как у желтых куколок.

Красные лучи сами по себе не играют особой роли в окраске этих куколок: черные участки тела получаются благодаря слабой интенсивности света вообще после его прохождения через толстое красное стекло, и вероятнее всего происходит отражение ультрафиолетовых лучей (?) от темных, еле освещенных красными лучами поверхностей ящика, условия, которые, как мы уже видели раньше, вызывают максимальную пигментацию, бо̀льшую, нежели у куколок, пребывающих в полной темноте,—поэтому-то большинство куколок темного типа (рис. 3); что касается желтизны светлых участков, то, несомненно, она является результатом действия желтых лучей, проходящих через красное стекло во время ст. II и III и действующих подобно тому, что мы видели в серии, изображенной на таблице III. Интересно отметить, что эта желтизна у некоторых куколок является образованием весьма нестойким, и уже по про-

шествии нескольких часов после стадии IV от этой окраски не остается и следа, что свидетельствует об *обратимости* некоторых окрасок, приобретенных благодаря воздействию тех или иных лучей (№№ 63, 66 и 67), в то время как большинство окрасок протекают как *необратимые* реакции.

Неожиданное появление на-ряду с этими темными экземплярами одного ярко-желтого (рис. 10), двух желто-зеленых и двух желто-розовых говорит за то, что действие желтых лучей является и при этой обстановке решающим и дает желтых особей, когда они наиболее отдалены от стенок ящика и закукливались на тонких прутиках или на стекле, а не на стенках, дне или в углах ящика. При более точной постановке этого опыта такого разнообразия не должно было получиться, но это разнообразие вполне поддается объяснению. Однако нужно прибавить, что та или иная реакция зависит и еще от многих неизвестных нам причин; более чем вероятно, что эти фенотипные реакции зависят от наследственных генотипных факторов и что одно и то же раздражение, хотя бы световое, далеко не всегда вызывает одну и ту же реакцию. Быть может, куколка наследственно детерминирована быть темной, тогда нужно ничтожное действие ультрафиолетовых лучей, чтобы ей придать темную окраску, и, наоборот, весьма длительное воздействие желтых лучей лишь с трудом задержит ее меланизацию; обратное возможно с куколкой с желто-зеленым геном. Если принять во внимание, что и температура далеко не безразлична и может сыграть немаловажную роль при этих фотохимических реакциях, то проблема этим самым значительно усложняется, и, переходя к последней серии экспериментов, приходится считаться с многими факторами, которые как будто в только что перечисленных опытах не сказались с особой силой. Обращаясь к таблице V, мы видим, что даже на ярко-зеленой поверхности, но при пропускании света через темно-зеленую стенку садка, освещающего куколку сравнительно слабо, получаются опять темные куколки. Эти экземпляры, однако, не могут быть отнесены ни к одному из рассмотренных нами раньше типов.

Куколка № 1 представляет нечто среднее между теми, которые получались при других опытах и изображены на рис. 3 и рис. 4; темные части и распространение меланина то же, что и у тех: светлые полосы, лимонно-желтые, не белые, как у типа куколок, изображенных на рис. 3, и не столь темно-охристо-желтые, как у куколок рисунка 4.

Причину появления таких экземпляров нужно видеть в комбинации действия ультрафиолетовых и желтых лучей; такая комбинация должна получаться при прохождении дневного и солнечного света через решетку. Другая куколка, закуклившаяся чуть ли не рядом с предыдущей, дала опять новый тип окраски (этот тип окраски повторился еще у одной особи из контрольных куколок, находившейся среди многих сухих веточек, так что передняя часть ее была затемнена, а задняя освещена дневным светом), который мною был назван вначале «пестрыми куколками». Оба экземпляра напоминают нам Фишеровских куколок и нужно думать, что в первом опыте, а также во втором создались случайно те же условия, которые и у Фишера дали куколок наполовину темных и наполовину светлых (рис. 5 представляет нам такую особь).

Все остальные куколки, помещенные на таблице V, получились либо желто-розовыми, либо рыжевато-коричневыми, либо светло-коричневыми, почти белыми (рис. 8, рис. 6, рис. 7).

Первый из перечисленных типов характеризуется слегка желтой спиной; передняя и нижняя часть и крылья песочного цвета; на спине, на груди и на крыльях попадаются почти белые участки с розовым оттенком. Эти насекомые во многом напоминают куколок Pieris brassicae, полученных L. Brecher и названных ею типом «gelblichrosa». L. Brecher объясняет появление таких особей под давлением проявления меланина, благодаря полной темноте, но если у типично желто-зеленых куколок мы имеем тоже несомненное подавление развития черного пигмента, то все же остается непонятным появление этой окраски у этой группы. Представители этой группы получены были мною при очень различных условиях, и если полная темнота действительно задерживает пигментацию, то присутствие желтого пигмента на этих насекомых говорит, несомненно, в пользу реакции на желтые или красные лучи, которые именно в полной темноте отсутствуют.

Весьма показателен в этом отношении опыт над куколкой № 9; последняя пребывала в течение всего своего развития в полной темноте, что могло вызвать полное подавление пигментации благодаря отсутствию ультрафиолетовых лучей, но достаточно было ее осветить в течение нескольких минут во время ст. I, II и III ярким солнечным светом, и куколка получилась со спины желтой (рис. 8), благодаря действию желтых лучей; несмотря на это многие участки все же остались белыми, но лапки сделались черными, вслед-

ствие отражения ультрафиолетовых лучей от поверхности. Из этого видно, что действие сильного солнечного света и желтых лучей весьма быстры и могут частично подействовать на куколку, в то время как ультрафиолетовые требуют большего времени для своей реакции. Если такое объяснение понятно для этого случая, то как объяснить появление этого же типа окраски в значительно более светлых реакциях: в одном случае—при погружении гусеницы на 4 часа во время ст. III в воду и в другом случае—просто в красных лучах, как это видно из таблицы IV и V?

Рыжевато-коричневый тип окраски (рис. 6) получается (см. таблицу V) часто, когда стадия II проведена на белой поверхности и сильном свету, либо на белой поверхности и при высокой температуре. На белых поверхностях и при белых рефлексах присутствуют инфракрасные лучи, которые вызывают посветление куколок, быть может, не столько задержку в развитии меланина, сколько его разложение; высокая температура может действовать аналогично тепловым лучам (у капустницы L. Brecher).

Наиболее светлые куколки получены при полной темноте (№ 16, 17 рис. 7), но выставление их на свет во время стадии III придало им несколько желтый оттенок, что свидетельствует о сравнительно слабой восприимчивости куколок во время этой стадии к желтым лучам.

Из сказанного мы видим, что куколки неизменно и одинаково реагируют на определенные лучи и что при искусственных условиях мы получаем в большинстве случаев те же типы окрасок, что и в природе (исключаются куколки белых поверхностей и те, которые получились в красных лучах).

Не получая, таким образом, голубых особей в голубых лучах, белых на белом и черных в полной темноте, мы сделали бы крупнейшую ошибку, если бы сказали, что эти окраски куколок не являются потому приспособительными.

В действительности мы имеет два основных типа окрасок: те куколки, которые закукливаются близко от земли, становятся темными (действие ультрафиолет. лучей), а те, которые закукливаются выше, на стеблях, становятся желто-зелеными; в этом можно видеть приспособление кожи животного (гиподермы) к определенным лучам видимой и невидимой части спектра; это не будет простой фотохимической или иной реакцией, а именно приспособительной реакцией, так как в одном случае насекомое пользуется ультрафиолетовыми лучами для созидания не отличимого от темной зе-

леной поверхности—темного или пестрого типа окраски, а в другом случае, на ярком свету, меж зеленой листвы и стеблей кормового растения, куколкой улавливаются желтые лучи дневного света и созидается неотличимый от окружающей обстановки желто-зеленый тип окраски. (Контрольные животные в количестве десятка куколок подтверждают без исключения только что высказанное положение; эти опыты не помещены на таблицах.)

Находясь в искусственных условиях, насекомые, правда, реагируют на те или иные раздражения теми или иными биохимическими реакциям, но эти реакции уже не приспособительного характера, так как этих условий в природе не существует, и мы получаем черных особей в голубых лучах, красноватых на белом, черных на голубом и светлых в полной темноте.

Гиподерма куколок, превратившаяся в особый призматический слой специализованных клеток с пигментами, а также необратимость самих цветных реакций у этих насекомых свидетельствуют о приспособительном характере этих окрасок, защищающих совершенно беспомощных куколок во время их долгого летаргического состояния и пребывания на виду ничем не закрытыми, прикрепленными к стеблю растения; раз уже куколка не может двинуться с места после закукления, то само собою разумеется, что та или иная окраска, соответствующая той или иной обстановке, уже не должна изменяться до вылупления взрослого насекомого.

Не вдаваясь пока в подробности тех сложных фотохимических и фотокаталитических процессов [1]), лежащих в основе многочислен-

---

[1]) Точный учет всех физических и биохомических факторов, играющих такую большую роль, определяя в конечном итоге окраску насекомого, должен сделаться предметом будущего изучения.

Три момента имеют влияние на окраску: 1) *Физико-химический*, или зависимость окраски от первичного раздражения под влиянием всевозможных физических и химических факторов (видимые и невидимые лучи, зависимость их от качества поверхности, от ее физических и химических свойств, длина волн, рефлексы, интенсивность света, нагреваемость поверхности и т. д.). 2) *Физиологический процесс* в животном под влиянием раздражения (действие ультрафиолетовых лучей на тирозиназу или на ферменты окисляющего типа, входящие в ее состав, которые из тирозина выделяют меланиновый пигмент, и действие других лучей, подавляющих меланиновую реакцию и дающих совершенно иные перегруппировки белковой молекулы; влияние окисляющей деятельности воздуха при дыхании). 3) *Биохимический процесс*. Здесь имеется в виду связь тех или иных физиологических реакций с организмом животного: влияние нервной системы, влияние наследственных факторов, лежащих в основе той или иной биохимической реакции.

ных предохранительных окрасок гусениц, куколок и взрослых насекомых, нужно отметить биологическое значение этой характерной группы окрасок, выясняющееся уже в значительной степени на основании того, что было здесь сказано.

Особое биологическое значение и интерес получает этот тип чувствительных, приспособительных окрасок при сравнении с другими—предохранительными и миметическими окрасками, не обладающих хроматической способностью. Накопляются все новые факты, доказывающие наследственный детерминизм окраски у многих насекомых (случаи гинандроморфизма, полиморфизм окраски, окраска как вторично половой признак), и менделистический анализ ограниченного полом наследства морфологических признаков и окраски (Morgan—работы над Drosophila ampelophila дает уже возможность судить о локализации детерминант окраски в определенных участках хромозом).

Этот тип окраски, часто появляющийся и при полиморфизме предохранительных и миметических окрасок, мог бы быть определен следующим образом: *окраски цитохимические, наследственно детерминированные, строго локализованные* (схема наследования по Менделю).

Совершенно иной принцип лежит в основе «чувствительных» окрасок куколок дневных бабочек (махаон, капустница, крапивницы и т. д.) и гусениц многих пядениц (Geometridae), Орденских Лент (Catoccala) и т. д: в этих случаях мы имеем не генотипную, а фенотипную изменчивость, сама окраска, иначе говоря, наследственно не детерминирована, она предопределена как индетерминированное поле ряда возможных реакций, она наследственна в диапазоне валентных изменений реакционного базиса («первичная наследственная система»), приспособленного к ряду раздражений извне.

Легко обратимая, поэтому, при своем генезисе, та или иная цветная реакция заканчивается под конец и становится уже необратимой.

Вторая группа предохранительных окрасок могла бы быть так определена: *окраска наследственно-недетерминированная, генотипно-чувствительная (дающая быстрые фенотипные реакции), легко обратимая до своего генезиса и необратимая в результате биохимического процесса.*

Эта приобретенная световая чувствительность и освобождение организма от строгих комбинационно-наследственных спосо-

бов передачи признаков (как, напр., полиморфизм миметических окрасок у Volucella Bombylans, у тропических миметических махаонов, у предохранительных окрасок саранчевых—Fettix subulatus, bipunctatus и т. д.) говорит в пользу приспособительности этих окрасок.

В самом деле у гусениц, переходящих во время постэмбрионального развития с листвы на кору, с земли на растения, с цветка на листву и т. д., мы встречаем полиморфизм личиночных приспособительных окрасок «чувствительной» группы [1]), тогда как у куколок, обреченных на лишенность движения и пребывание на месте закукления, выработались, хоть и многочисленные, но единичные для особи и необратимые «чувствительные» окраски, маскирующие как нельзя лучше беспомощных насекомых этим новым орудием самозащиты, состоящим в использовании видимых и невидимых лучей спектра.

Это приспособление не основано на передвижении хроматофор или пигментных зерен внутри хроматофор, как у многих позвоночных и беспозвоночных; это не есть хроматическая способность кожи в обычном смысле, а биохимическая реакция и выпадение пигментов, диффузно скопляющихся в кутикуле, гиподермальном клеточном слое или лимфе и жировом теле насекомого, под влиянием прямого воздействия лучей [2]), и придающих им ту или иную окраску.

---

[1]) Хороший пример представляет гусеница цветочной пяденицы Eupithecia Absinthiata, которая приобретает красную окраску на красных, голубую на голубых, белую на белых, зеленую на зеленых, желтую на желтых цветах.

[2]) Лакирование глаз не влияет на изменчивость окрасок куколок капустницы, выжигание глаз электрическим током заставляет насекомых терять их чувствительность к лучам и цвету окружающей обстановки; влияние нервной системы на этот процесс у насекомых совершенно не выяснен.

№№ куколок	Питающ. растение	Гусеницы до 1-ой стадии.	Стадия I	Стадия II	Стадия III	Стадия IV	ОКРАСКА КУКОЛОК (рис. 1)	Удлинение стадий	Примечания
3	Libanotis montana	т.	т.	т.	т.	т.	«средний тип»	не было	
74	L. M.	т.	т.	т.	т.	т.	«средний тип»		
78—91	Silaus Besseri.	т.	т.	т.	т.	т.	«средний тип»		
10—11	L. M.	т.	т.	т.	на вате	в полусвете	светлее «среднего типа»		
22	L. M.	т.	т.	т.	на красном	на красн.	«средний тип»		
20	L. M.	т.	т.	т.	14 ч. т. | +14 ч. за жел-	тым стек.	значительно светлее и желтее «ср. т.», но темнее, нежели на рис. 7		
34	S. B.	с. к. св.	с. к. св.	с. к. св.	14 ч. в тем. луб. раква | $+14^1/_2$ ч. в гостворе рели.	те же условия, что и стадия III	«сред. тип» — слегка зеленоватый	на $1^1/_2$ ч. больше.	
39	S. B.	с. к. св.	с. к. св.	с. к. св.	14 ч. в тем. луб. раква | +13 ч. в гостворе рели.		«сред. тип» — темный	на час меньше.	
68	S. B.	с. к. св.	За красн. стеклом.	т.	т.	т.	«ср. тип. более розового оттенка, нежели предыдущие.	ст. III на 14 дней.	низкая от.

Таблица 1. Обозначения: L. M.—Libanotis montana, S. B.—Silaus Besseri, т.—темнота, С. к. св.—слабый, комнатный вет. «Средний тип» окраски куколок изображен на рис. 1. по № 3 и № 78.

№№ куколок	Питающ. растение	Гусеницы до стадий	Стадия I	Стадия II	Стадия III	Стадия IV	Окраска куколок (рис. 1 2)	Удлинение стадий	Примечания
4	L. M.	т.	т.	на черной желез. поверхности при слабом свете (дневном)			куколки *совершенно черные*, светлые участки едва заметны и темно-охристого цвета (см. рис. 2).		
24	S. B.	сл. св.	сл. св.	на черной земле при слаб. свете					
46	S. B.	сл. св.	на черной земле при сильном св.			(влажная атмосфера).			
12	L. M.	т.	т.	св.	св. на фоне серой бумаги		куколки *черные с белыми полосами* на спине (см. рис. 3) и *черной полосой* по середине тергитов		
13	L. M.	т.	т.	св.	св. на фоне лазурного лоскута	то же, что III			
14	L. M.	т.	т.	св.	св. на фоне лоск. «хаки»	ст. III для каждаго №№			
15	L. M.	т.	т.	св.	св. на красн. лоскуте				
21	S. B.	сл. св.	сл. св.	сл. св.	сл. св. на цв. Helianthus и Senacio Jacobeae	то же, что III	куколки *черные с снежно-белыми полосами* на спине и *черной полосой* посередине (рис. 3)		
26	S. B.	св.	св.	св.	2,3 сант. от черн. поверхности	то же, что III			
47	S. B.	на черной земле и чер. испражнен. гусениц на сильном солнечном свете							
35,38	S. B.	сл. св.	сл. св.	сл. св.	в темно-гол. растворе акварели	то же, что III.		на 25 час.	
56	S. B.	сл. св.	сл. св.	сл. св.	52 часа в красных лучах			на 30 час.	

Таблица II. Те же обозначения, что и на таблице I; кроме того: сл. св,—слабый свет (комнатный), св.—сильный солнечный свет.

№ № куколок	Питающ. растение	Гусеницы до стадий	Стадия I	Стадия II	Стадия III	Стадия IV	Окраска куколок	Удлинен. или укорочение стадий	Количество времени пребывания ст. III в обстановке опыта
18,19	S. B.				в желтых лучах, за желтым стеклом				
27,28	S. B.	У	У	У		в оранжевых лучах, раствор акварели	(рис. 9.10).		2-я половина ст. III (14ч)
29,30	S. B.					в желтых лучах, клюквенный раствор			№ 30—29 ч. пос. 8 ч. в. 18 VIII. № 29 2-я полов. ст. III. 19 ч
31,32	S. B.	Т	Т	Т	в растворе марганцово-кислого кали (желтые рефлексы)		Я		№ 31—27 ч. (ст. III). № 32—28 » (» III).
33,36,37	S. B.	Е	Е	Е	в растворе ярко-голуб. акварели (желт. рефлексы и отраж. гусеницы отстекла)		А Н		№ 33 — 27 ч. № 36 — 25 » № 37 — 29 »
40	S. B.	В	В	В	в светло-голубом растворе медного купороса		Е		
42,43	S. B.				в раст. гол. акварели (та же крепость раст. как и в №№31,32)		Л Е	удлин.	
49,50	S. B.	С	С	С	в растворе медного купороса		З-		№ 49 — 29½ ч. № 50 — 70 ч.
51—54	S. B.				в оранжевом растворе акварели		О Т	удлин.	№ 51, № 52 — 30 ч. № 53, № 54 — 70 ч.
91—103	S. B.	А	А	А	в желтых лучах, за желтым стеклом		Л Е		
55,57		Н	Н	Н	в красных лучах (за красным стеклом)		Ж		№ 55 — 29 ч. № 57 — 54 »
58,59					в красных лучах (за красным стеклом)				

Таблица III. Те же обозначения, что и на предыдущих таблицах.

№№ куколок	Питающ. растение	Гусеницы до стадий	Стадия I	Стадия II	Стадия III	Стадия IV	Окраска куколок	Удлинение стадий и развитие
55	S. B.	на сильн. свету (в комнате)			в красных (за красн.	лучах стеклом).	см. таблицу III рис. 9.	см. соответствующие таблицы.
56	S. B.	„	„	„	„	„	„ „ II „ 3	
57	S. B.	„	„	„	„	„	„ „ III „ 9	
58	S. B.	„	„	„	„	„	„ „ „ „	
59	S. B.	„	„	„	„	„	„ „ „ „	
60,61,62	S. B.	в красных лучах, начин. с 2-й линьки гусеницы до ст. VI					куколки черные с темно-желтыми полосами, рис. 4	удлинение всего развития и стадий до 14 дней
65,69,70	S. B.	„	„	„	„	„		
63,67,77	S. B.	„	„	„	„	„	куколки черные, темно-желт. полосы после стадии IV приобрели постепен. бел. цв. и получ. тип. изображ. на рис. 3	
72,76	S. B.	„	„	„	„	„		
64	S. B.	„	„	„	„	„	ярко-желтая, рис. 10	
66,75	S. B.	„	„	„	„	„	желто-зеленая, рис. 9	
71,73	S. B.	„	„	„	„	„	тип. желто-розов., рис. 8	
68,74							см. таб. II рис. 1 «средн. тип»	

Таблица IV. Те же обозначения, что и на предыдущих таблицах.

№№ куколок	Питающ. растение.	Гусеницы до стадии	Стадия I	Стадия II.	Стадия III.	Стадия IV.	ОКРАСКА КУКОЛОК.	Удлинение стадий.
1	L. M.	т.	на зеленовато-желт. бум. с черн. полос., в зел. садке				темная (рис. 3.4), светл. уч. светло-желт., № 1 с черн. полос., № 2 без черн. спин. пол. Нечто средн. между рис. 3 и 4 желт. более св., нежели на р. 4	
2	L. M.	т.	на зеленовато-желт. бумаге с черн. полосами, в зел. решетчатом садке					
6	L. M.	т.	на белом фоне (желт. рефлексы были)				рыжая, рис. 6	
7	L. M.	т.	на белой бумаге		в красн. луч. на бел. фоне (рефлексы бумаги)		желто-зеленая	
5	L. M.	т.	в светло-голубом садке на солнце				рыжая, слегка красноватая, рис. 6	
9	L. M.	т.	в темноте, но подвергалась неоднократному освещению на солнце в течение 3—10 минут				желто-розовый, «gelblichrosa». темн. типа с черн. лапк., рис. 8	
16.17	S. B.	т.	т.	т.	за стеклом на свету		самые св. кукол., почти белые, слегка коричневые, рис. 7	
41	S. B.	св.	св.	св.	в мутно-бел. растворе медного купороса		*желто-розовый* gelblichrosa значительно более светлый, нежели на рис. 8.	
23	S. B.	св.	на св., за толстым стеклом		4 ч. погруж. в воду остальные часы на солнце.			
73	S. B.	св.	красных лучах см. таблицу IV.				*желто-розовый* «gelblchrosa» наиболее светлый.	на 14 дней.
8	L. M.	т.	на белой бумаге в красных лучах				темно-рыжая, слегка красноватая, рис. 6.	
44,45	S. B.							

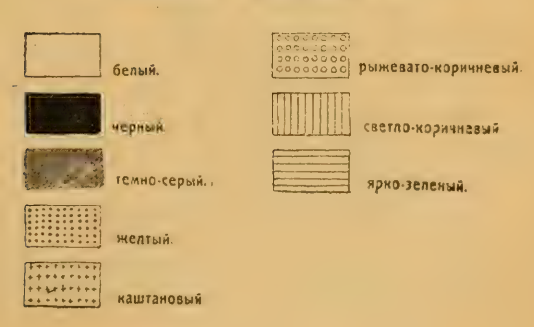
Таблица V. Те же обозначения, что и на предыдущих таблицах.

Таблица II.

1. 2. 3. 4. 5.

6 7. 8. 9 10.

Обозначения к рисункам 1—10.



Цитированная литература.

1. B i e d e r m a n n. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Farbe und Zeichnung der Insecten (1914). Band III.

2. L. B r e c h e r. Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen. XLIII. 88 (1917); XLV (1919). Die Puppenfärbung des Kohlweisslings (Pieris brassicae).

3. B a t e s o n. Transactions of the Entomological Society of London (1892 г.). On variations in the colour of cocoons, pupae and larvae.

4. D ü r c k e n. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. B. 116 (1916). Ueber. d. Wirk. verschiedener Umg. auf d. Variat. v. Schmetterlingspuppen.

5. F u c h s. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. III. (1914). Der Farbewechsel und die chromatische Hautfunction der Tiere.

6. F i s c h e r. Illustr. Ztschr. f. Ent. Bd. 4 (1889). Bd. 5 (1900). Ueber Farbenmusterkopie bei Falterpuppen.

7. C o u l d. Frans. Ent. Soc. London (1892). Part. III. Exp. on the colour-relations between. cert. lep. larvae a. th. surrounding.

8. K a t h a r i n e r. Zeitsch. f. Entom. Bd. 5 (1900). Versuche über den Einflus der verschiedenen Strahlen des Spectrums auf Puppe und Falter von Vanessa urticae und V. Jo. Ferner. Bd. 6 (1901).

9. M e n z e l. Zool. Jahrbücher. Bd. 33 (1913). Einfl. d. äusseren Umgebung auf der Färbung der Schmetterlingspuppen (Vanessa urticae).

10. P o u l t o n. Все его работы, касающиеся окраски гусениц и куколок, напечатаны в Proc. of the Royal. Soc. London, Trans. Entom. Soc. Lind., Nature за 1884, 1885, 1893, 1890, 1886, 1887, 1892, 1893.

11. P r z c i b r a m. Arch. f. Entw.-Mechanick. 45 (1919). Ursachen tierischer Farbkleidung.

12. W o o d. Proc. Ent. Soc. London (1867). Remarks on the coloration of chrysalids.

Работы, касающиеся физиологических процессов при пигментации, не приведены, а также не перечислены просмотренные работы над окраской других насекомых.

Die Puppenfärlung des Schwalbenschwanzes (Papilio Machaon).

E. Gabritschewsky.

(*Aus dem Institut der Vergleichenden Anatomie Moskau.*)

Mit Tafel II. S. 117.

Die im folgenden kurz-zusammengefasste Versuche beschäftigen sich mit der Einwirkung verschiedener Lichtsahlen und der Umgebung auf die Farbe der Schwalbenschwanzpuppen.

Ueber 100 Raupen, die ich wärend des Sommers des Jahres 1921 für meine Experimente benutzte, ist für diese seltene Species eine bedeutende Anzahl, da diese Larven viel schwerer zu beschaffen sind, als die Raupen der Vanessa und Pieris-arten, welche analoge, aber weniger ausgeprägte und nicht so schroffe und bunte Farbevarietäten besitzten.

Bei den Machaon-raupen unterscheide ich folgende Raupenstadia, die wärend der postembryonalen Entwickelung besonders Lichtempfindlich sind und die eine auschlaggebende Rolle für die Puppenfärbung haben.

Das I Raupenstadium: Die Raupe nimmt kein Futter mehr, sie wandert umher, um eine gecignete Stelle für die Verpuppung zu finden (circa 24 Stunden).

Das II Raupenstadium: Nach Entlehrung des Magens bleibt die Larve regungsloss auf dem für die Verpuppung gewählten Platze sitzten (circa 15 St.).

Das III Raupenstadium: Die Raupe spinnt sich eine seidene Schlinge, setzt ihren Körper dazwischen und bleibt wieder regungsloss (circa 18 Stunden).

Das IV Stadium (Puppenstadium): Es erfolgt die letzte Häutung durch, welche das Puppenstadium geliefert wird (2—4 Stunden ist die Dauer der Mauser).

Bei niedriger Temperatur Können alle drei Stadien auf zwei Wochen verlängert sein, was für die Färbung in Betracht gezogen werden muss.

Auf Grund meiner Experimente komme ich zum Schlusse, dass das II Raupenstadium bei diesen Insecten, wie auch beiden Vanessaarten (Vanessa urticae. Poulton) am empfindlichsten, das I und III schon etwas weniger sensibel zu den Lichtstrahlen und dass, das IV überhaupt keine photochemische Reactionsfähigkeit besitzt.

Das II und III Raupenstadium sind besonders lichtempfindlich und reagiren auf die blauen und ultraviolett Strahlen, die das Schwarzwerden und das Hervorkommen der dunckelen, in der oberen Cuticularschichten gelegenen Pigmente begünstigen. Diese Melaninreaction müsste als eine specifische Wirkung der unsichtbaren Strahlen auf die Insectentyrosinase erklährt werden; dieser Reiz giebt der Tyrosinase einen Anstoss die Melaninpigmente aus dem Tyrosin hervorzubringen.

Diese Reaction hat eine Reihe von anderen Zufolge, die chemisch-correlativ mit der ersten verbunden sind und es entstehen in dieser Weise die weissen Hautpartien der schwarzen Puppen, welche bei den grünen und gelben Individuen nie vorhanden sind.

Nun verstehen wir, warum auf schwarzem und dunckelen farbigen Untergrunde, wo die blauen und ultraviolett Strahlen auf die Puppenhaut von den Seitenwänden und dem Untergrunde reflectirt werden und wo eine Absorbtion der anderen Strahlen des Spectrums zu-

stande kommt, dunckele Insecten sogar bei starker Beleuchtung zur Verpuppung gelangten (Tafel II., Abb. 2, 3). In völliger Dunckelheit, wo wieder sichtbare noch unsichtbare Strahlen vorhanden sind und wo also die typische melanin hervorbringender Reiz ausgeschaltet ist, erhielt ich entweder ganz helle oder nur teilweise und armpigmentirte, grau-weisse Puppen (Tafel I., Abb. 1 und 7). Auch eine grosse Sensibilität zeigt uns das II und III Raupenstadium zu den gelben (resp. orange) Strhlen.

Wenn die Larven wärend ihrer letzten Stadien starkem Sonnenlichte unterworfen wurden und weit von irgendwelchen farbigen Flächen. entweder in gelben Gläsern, oder durch gelblich-rothe Solutionen umgeben, hingeblieben, so entstanden grün-gelbe Exemplare ohne jeder Melaninspur (Tafel III, Abb. 9 und 10).

Diese characteristische melaninunterdrückende Reaction muss einer specifischen Wirkung der gelben (resp. orange, grünen und rothen) Strahlen zugeschrieben werden, welche einerseits die Wirkung der Tyrosinase aufhebt, anderseits aber die gelben xantophyloiden und grüne metachlorophyloiden Verbindungen der Eiweissmoleküce im Insectenkörper zustande kommen lässt.

Es ist mir jedoch gelungen auf einer Reihe von Puppen, die in einem schwarzen Kasten unter rothem Lichte (eine dicke rothe Glassplatte) gezüchtet waren einen neuen Färbungstypus, der in der Natür von mir nicht gefunden war, zubekommen, diese Varietät (Tafel. IV, Abb. 4) scheint eine Art Uebergangsform zwischen den dunckelen (Abb. 3) und hell-gelben Individuen zu sehen, denn einerseits ist das Melanin längst der Stigmata, dem Rücken, Kopfe und Unterseite normal verbreitet, anderseits aber sind die weissen Streifen und Hautpartien dunckel-gelb.

Die schwarze Umgebung (die Seitenwände des Kastens) und die schwache Lichtintensität hat die typische Melaninreaction gegeben, aber die gelben Strahlen, welche zu den rothen immer beigemischt sind, haben das gelbe Pigment befördet; diejenigen Insecten, welche sich auf dünnen Stäbchen, weit von den Seitenwänden des Kastens verpuppten, waren alle grün-gelb, worin sich allein die Wirkung der gelben Strahlen ausserte, da die anderen unsichtbaren Strahlen, dank ihrer Entfernung, wahrscheinlich, keinen Einfluss auf die Tyrosinase ausüben konnten.

Schwieriger ist es die Färbung der folgenden Puppen zu verstehen, da wir leider nur vereinzelte Exemplare erhielten: braun-rothe (ziemlich helle, Abb. 6) Puppen kann man auf weissen Papier, oder anderen

weissen Flächen (L. Brecher bei höher Temperatur) bekommen; möglicher Weise ist es die zersetzende Wirkung der ultrarothe Strahlen auf die Melaninpigmente.

Ausserdem haben wir noch bunte Puppen: die eine (Abb. 5) sind teilweise ganz schwarz, teilweise aber Kastannienbraun mit viel weissem, was auf eine partielle Beleuchtung und Bedeckung der Insectenhaut zurückzuführen werden kann; die anderen sind «gelblichrosa» mit schwarzen Beinchen und weissen Hautbezirken: diese merkwürdige Färbung ist einmahl bei einer Puppe zustande gekommen, die zwar 3 Stadien in der Dunckelheit verbrachte, aber wärend einiger Minuten starkem Sonnenlichte unterstzt wurde: diese schnelle Wirkung der gelben Strahlen aussrte sich im Gelbwerden der Tergiten, die Melaninreaction war aber damit unterdrückt und aufgehoben (die sonst schwarzen Hautpartien der dunkelen Puppen sind weisslichrosa gefärbt, die Beine sind aber schwarz deblieben). Ich muss hier, allerdings, hinzufügen, dass diese Färbung (Abb. 8) sowohl bei einer Puppe, die im rothen Lichte gezüchtet war, als auch bei einer anderen, die wärend des III Stadiums 4 Stunden unter Wasser beibrachten zum vorscheine kam.

Zweifelloss müssen die zwei Hauptreactionen der Puppenhaut, welche in der Natur so oft zu treffen sind (das Schwarzwerden der Cuticula bei denen, welche sich nahe zur Erdoberfläche verpuppen, und dassgelb (resp. grun) werden derer, welche sich hoch auf dem Stängel der Futerpflanze befestigen), als ein glänzendes Beispiel Adaptiver Färbung an die Umgebung betrachtet werden; die Unmöglichkeit dieser Insecten sich auf einmahl an künstliche farbige Umgebungen, anzupassen spricht ja gar nicht[1]) gegen die Anpassungsfähigkeit der ersten zwei Färbungstypen an die Umgebung.

Ein besonderes Interess gewinnt diese Erscheinung der adaptiven sensibelen Puppenfärbungen, wenn wir diese Art cryptischer Anpassungen mit den zahlreichen Fällen anderer nicht sensibiler cryptischer und mimetischer Insectenfarben vergleichen.

Das Verhalten der Farbe sowohl in vielen Fällen der Cynandromorphie, der Secundär-sexuellen Merkmale und selbst der Farbenpolymorphismus, als auch die genaue Analyse der Geschlechtbegrenzten Vererbung bei den Insecten bringen uns täglich neue Beweise für die

---

[1]) Da die Puppen sich an die künstliche Umgebungen nicht anpassen können, haben viele Autoren den schluss gezogen, dass es sich hier um keine adaptive Färbund handelt.

genaue Lokalisation der Farbebestimmenden Gene in gewissen Chromosomen, die sogar in bestimmten Abschnitten der Chromosomen teoretisch festzustellen sind (Morgan. Drosophila Ampelophila.); viele Färbungen der Insectenimagines sind also, schon bei der Begattung und kurz nach der Eireifung determinirt, und bilden unter normalen Bedingungen, sowohl beiden Insecten mit oder ohne cryptischer und mimetischer Färbung, eine *gutausgeprägte Gruppe hereditärer, cytochemischer, streng lokalisirter und determinirter Färbungen.*

Ein ganz anderer Vererbungsmechanismus liegt zu Grunde der eben beschriebenen Puppen (P. Machaon, Vanessa-arten, Pierisarten u. s. w. siehe die Literatur.) *und Raupenfärbungen (Geometriden.—Catoccala-raupen. u. s. w. s, d. Literatur*) bei denen eine hohe Lichtsensibilität und kein genotypischer, sondern ein pheonotypischer Farbewechsel eingetreten ist.

Diese immer wechselnde und Reactionsfähige Färbung kann also keinen determinirten mendelistischen Erbfactor haben, sie hat nur eine Reactionsheredität (ein «primöres hereditäres System»), dessen Umfang ein gewisses Vererbungsvermögen besitzt auf je gewisse Reize, je dieselben Farbenphenotypen zu liefern; zwar sehen wir, dass wärend einer gewissen Lichtempfindlichen Lebensperiode der postembryonalen Entwickelung diese oder jene Reaction völlig indeterminirt und darum leicht umkehrbar ist, dagegen, aber, wenn dieser oder jener biochemischer Reactionenentwickelungsgang irgend eine Bahn eingeschlagen hat, bleibt, die einmahl erworbene Färbung fur das ganze Puppenleben—die eingetretene und vollendete Reaction ist nicht umkehrbar [1]) (weder die Lichtstrahlen noch die anderen Einflüsse können irgendwelche Anderung erzeugen).

Die zweite Gruppe zeigt eine genotypische Sensibilität, ein pluripotentes Vermögen auf verschiedene Reize, verschiedene phenotypisch und schnell zu reagiren, danach eine völlige Rückwirckungslosigkeit der einmahl erworbenen Farbereactionen und endlich einen hereditären Jndeterminismus der Erbfactoren.

Diese ungemeine Lichtsensibilität und diese Befreiung des Insectenorganismus von den mendelistischen determinirten Vererbungsvermögen, der nach strengen Kombinations gesetzen, gleich einem Mechanismus zu Gründe der mimetischen und cryptischen Farbenpolymorphie einiger Insecten (Volucella Bombylans und ihre hummelahn-

---

[1]) Eine Ausnahme zeigt uns die gelbe Farbe der Puppe des rothen Zuchtkastens. (Abl. 4); diese Färbung verschwindet, teilweise, bei einigen Exemplaren.

liche Varietäten, die tropischen Papilionidae mit ihren mimetischen Varietäten, der Farbenpolymorphismus der Tettix-arten. welche endlose an die Umgebung angepasste Uarietäten haben u. s. w.) liegt, deutet dass diese zweite Gruppe als eine Anpassung entstanden ist.

Eine ähnliche Anpassung tritt in der chromatischen Hautfunction vieler Wirbelloser-und Wirbeltiere zu Tage; diese ist durch die Bewegungen und Wanderungen der Chromatophoren, oder der Pigmentkörnchen in den Chromatophoren bedingt, nicht aber durch directe photochemische Reize und chemische, vielleicht photocatalytische Processe, wie bei unseren Raupen [1]) und Puppen.

---

[1]) Währbud die Puppen der Tagschmetterlinge nur eine Färbung annehmen önnen, haben die Raupen das Vermögen nach geder Mauser eine neue adaptive Färbüng anzunehmen (Viele Geometricenlarven, Catoecal larven). Das glänzendste Beispiel betet bie Larve der Eupitecia Absinthiata, welche roth auf rothen, blau auf blauen, weiss auf weissen, grün auf grünen, gelb auf gelben Blumen wird.

Об анатомической изменчивости под прямым влиянием внешних условий.

Опыты над мясными мухами.

И. Ежиков.

С 4-мя рисунками (1 таблицей).

(Из лаборатории Зоологического Музея 1-го Московского Государственного Университета.)

В изучении факторов, осуществляющих органическую эволюцию, вопрос об изменчивости под влиянием внешних условий заслуживает наибольшего внимания. Наше представление об эволюции складывается в зависимости оттого, какое значение придаем мы среде в возникновении наследственных изменений, от той роли, которую мы склонны приписать различным формам изменчивости в процессе видообразования. Возможность применения опыта еще более углубляет интерес изучаемых явлений.

При экспериментальном исследовании изменчивости под прямым воздействием окружающих условий мы сталкиваемся, по самому существу дела, преимущественно с изменчивостью соматогенной, а не бластогенной; однако, разграничение того и другого вида изменчивости в каждом отдельном случае должно, мне кажется, способствовать уяснению их взаимоотношений.

В настоящей работе говорится об изменчивости количества яйцевых трубочек в зависимости от условий питания в личиночном стоянии; эта изменчивость была констатирована мною у мясных мух.

Изложению фактических данных уместно предпослать несколько слов о том, как получался материал для исследования. Объектом служила наиболее обыкновенная (под Москвой) из мясных мух Calliphora erythrocephala Meig; лишь в одном случае я пользовался личинками Sarcophaga coerulescens Zett [1]). Для ка-

---

[1]) Для определения послужила статья Порчинского, в которой пересмотрен вопрос о систематике мясных и навозных видов р. Sarcophaga: «Биология мясных и навозных видов мух. Часть первая». Труды Русск. Энт. О-ва, XXVI, 1891.

ждого опыта бралось потомство одной самки, происшедшее из одной кладки. Личинки разделялись на две или более серии, из которых одна питалась нормально, ad libitum. Личинки другой или других серий [1]) снимались с пищи насильственно, когда они еще не окончили питание и рост; после периода полного голодания они закукливались и давали карликовых мух, уменьшенных то более, то менее значительно, в зависимости оттого, как долго той или иной серии была предоставлена вначале возможность питаться. Таким образом для исследования количества яйцевых трубочек в яичниках имелись мухи, которые питались в личиночном состоянии в течение различного, определенно известного времени и соответственно отличались по величине [2]).

Количество яйцевых трубочек яичника сосчитывалось при расщипывании органа под бинокулярной лупой; от каждой самки исследовалось по одному яичнику. Я предпочел этот способ, так как точный счет трубочек путем реконструкции по серии срезов является делом весьма трудным вследствие большого числа этих анатомических частей, а на одном срезе все трубочки не могут быть захвачены по причине часто неправильной формы всего органа в целом и косого расположения отдельных трубочек, только в центральной части яичника более или менее параллельных друг другу. Лишь на препаратах яичников Sarcophaga coerulescens оказалось возможным сосчитать трубочки, так как последних сравнительно немного у этой живородящей формы.

Я представлю полученные результаты счета яйцевых трубочек в виде таблиц, из которых каждая представляет данные одного опыта, с указанием времени производства последнего, продолжительности питания каждой отдельной серии в личиночном состоянии и средней длины куколок в миллиметрах [3]). Опыты №№ 1, 2, 3, 4 и 8 произведены летом и осенью 1916 года; №№ 5, 6 и 7—1917 г.; первые—под Москвой, вторые—в самом городе. Объектом всех опытов, кроме 8-го, служила Calliphora erythrocephala Meig.

---

[1]) Эти серии я обозначаю ниже, в таблицах, римскими цифрами.

[2]) Более подробно постановка опытов и попутные наблюдения изложены в моей статье: «О влиянии голодания на метаморфоз мясных мух». Русск. Зоолог. Журн., II, 1917.

[3]) Измерение куколок дает более точные числа, нежели измерение личинок или мух.

№ 1.

Время производства опыта: 18 июня—30 июля.

Время производства опытов считается со дня откладки яиц матерью до выхода из куколки последней мухи-дочери. Даты по ст. стилю.

Серии:	I.	II.	III	Нормальная
Время питания:	$4^1/_2$ сут.	бол. $5^1/_2$ сут.	$6^1/_2$ сут.	
Длина куколок:	7,2 mm.	8,8 mm.	9,4 mm.	9,6 mm.
Количество яйцевых трубочек	66	137	131	174
	83	149	139	177
	93	149	149	198

№ 2.

10 июля—9 августа.

I	II	Нормальная
4 сут.	5 сут.	
7,1 mm.	8,1 mm.	9,2 mm.
51	80	106
54	89	112
56	91	117
57	102	119

№ 3.

18 июля—19 августа.

I	II	Нормальная
6 сут.	7 сут.	
7,8 m m.	8,8 mm.	9,5 mm.
65	96	126
70	98	
71		

№ 4.

5 августа—26 октября.

I	II	Нормальная
$3^1/_2$ сут.	$4^1/_2$ сут.	
7,5 mm.	8,3 mm.	8,8 mm.
74	95	89
74	100	93
79	100	97
87	102	102

№ 5.

8—29 июля.

I	Нормальная
3 сут.	
8 mm.	9,7 mm.
49	94
87	113

№ 6.

9 июля—2 августа.

I	II	Нормальная.
3 сут.	4 сут.	
7,9 m/m.	8,9 mm.	9,1 mm
75	102	103
80	107	110

№ 7.

16 августа—4 октября.

I	Нормальная,
4 сут.	
6,6 mm.	8,5 mm.
31	84
51	91
59	98
66	98

№ 8.

(Sarcophaga coerulescens Zett.)

22 июня—15 июля.

В яичниках матери 23—23[1]) яиц. тр.

I	II	III	Нормальная
3 сут.	4 сут.	более 5 сут.	
12—13	22—22	35—33	34—36
14—x	23—24	37—35	
15—16	26—x	38—36	
16—16			
16—16			

---

[1]) Первое из чисел, соединенных чертой, получалось расщипыванием одного яичника, второе—реконструкцией по препаратам другого яичника той же самки; «x» обозначает, что число трубочек в данном яичнике не было установлено.

Приведенные фактические данные показывают с достаточной ясностью, что количество яйцевых трубочек в яичниках мясных мух зависит от условий питания в личиночном состоянии. *Недостаточное питание ведет в данном случае к уменьшению числа яйцевых трубочек; это уменьшение тем значительнее, чем более недостаточным было питание личинок.*

Правда, данные некоторых опытов (№ 1, серии Голод. II и III; № 4—Голод. II и Норм.) как будто выходят из пределов наметившейся схемы, но это вряд ли может поколебать уверенность в столь очевидной тенденции к уменьшению количества трубочек под влиянием недостаточности питания. Объяснение этих исключительных случаев, кроме возможного отнесения их на долю личной изменчивости, всего вероятнее следует искать в каких-либо особых условиях при экспериментировании, относительно которых я мог бы высказать лишь одни догадки и предположения.

Просматривая в вышеприведенных таблицах, какое количество яйцевых трубочек обнаруживают мухи нормально питавшихся в течение личиночной жизни серий, легко убедиться, что числа эти колеблются, если сравнивать различные опыты, в весьма широких пределах. Точно также менее голодавшая муха одного опыта может иметь меньше яйцевых трубочек по сравнению с мухой другого опыта, испытавшей в личиночной жизни более сильное голодание. Очевидно, число трубочек, помимо питания личинки, зависит еще от какого-то фактора. Этот фактор, несомненно, наследственность. Я сосчитал яйцевые трубочки у 25 самок Calliphora erythrocephala Meig, пойманных на воле. Самки брались крупные, такие, относительно которых трудно было предположить, что они могли питаться сколько-нибудь недостаточно в личиночной стадии. Уже этого оказалось достаточно, чтобы констатировать широкую изменчивость числа трубочек. Вот полученные мною числа [1]): 95—95; 103; 110; 110—113; 113; 114; 113—115; 118; 121; 125; 128; 131; 133; 134; 134; 127—135; 136; 153; 155; 169; 170; 176; 183; 203; 232. Некоторые из этих чисел относятся как раз к тем самкам, потомство которых послужило мне для опытов. Так, самка, имевшая 95—95 яйцевых трубочек, была матерью личинок опыта № 5; 110—113—опыта № 2; 113—115—опыта № 7; 127—135—опыта № 6; 232—опыта № 1. Сравнение этих чисел с теми, которые показывают

---

[1]) Исследовалось по одному яичнику от каждой самки, редко оба яичника; в последнем случае числа соединены чертой.

количество трубочек у мух нормальных серий соответствующих опытов, указывает на наследственный характер этой изменчивости. Хотя все исследованные 25 особей были крупные, тем не менее возможность влияния пищевого режима личинок нельзя считать совершенно исключенной; можно лишь быть уверенным, что влияние это если и имело место, то весьма слабое, и, следовательно, различие в количестве яйцевых трубочек нужно принять почти всецело за выражение бластогенной изменчивости. Итак, число трубочек яичника любой особи определяется: 1) условиями питания в личиночном состоянии и 2) унаследованной способностью развить яичник до определенного предела, в смысле образования известного количества яйцевых трубочек. Соматогенная изменчивость совпадает в данном случае с широкой склонностью к изменчивости бластогенной.

Интересно отметить, что и в пределах одной и той же серии одного какого-либо опыта можно было подметить то же соотношение между величиной тела и количеством яйцевых трубочек, как и при сравнении различных серий, по крайней мере в тех случаях, когда особи, принадлежавшие к одной серии, заметно различались по величине.

Я не ставил особых опытов относительно наследуемости карликового роста или уменьшенного числа трубочек и могу сообщить лишь немногое по этому вопросу. Вернусь по этому поводу к опыту с Sarcophaga coerulescens: самка мать имела 23—23 яйц. тр., она подходила по величине к серии Голод. II, отличавшейся, приблизительно, таким же количеством трубочек в яичниках; серии Голод. III и Норм. значительно превосходили свою мать и величиной и числом яйцевых трубочек. Кроме того мне пришлось однажды воспитать потомство карликовой самки Calliphora erythrocephala, пойманной на воле, в нормальных условиях питания: в то время, как мать имела 76 яйц. тр. в одном из яичников, ее дочери, значительно бо́льшие по величине, имели 128 и 134 тр., исследованы были лишь две особи [1]).

---

[1]) При наличности столь большой изменчивости у особей нормальной величины не приходится удивляться весьма несходным данным о числе трубочек в яичнике Calliphora erythrocephala, которые приводятся: Порчинским—225—300 трубочек в каждом яичнике («О различных формах размножения и о сокращенном способе развития у некоторых обыкновеннейших видов мух». Труды Русск. Энт. О-ва, XIX, 1885) и Lowne'ом—80—100 яйц. тр. в каждом яичнике («The Anatomy etc. of the Blow. fly» Vol. II, 1893—1895).

Кроме установления самого факта уменьшения количества яйцевых трубочек у карликовых мух, получающихся вследствие голодания личинок, представлялось важным выяснить вопрос, как осуществляется это уменьшение, проследив постэмбриональное развитие яичников в нормальных и измененных недостаточным личиночным питанием условиях. При этом удалось обнаружить следующее.

Яйцевые трубочки дифференцируются и становятся различимы в виде отдельных анатомических частей сравнительно поздно. Их еще нет не только в момент изменения условий питания личинки, в момент удаления ее с пищи, но и у личинки, готовой к окуклению, и в первое время жизни куколки, когда она еще белая, когда она находится затем в процессе побурения и далее, до возраста одних суток. Лишь двудневная куколка обладает ясно обособленными яйцевыми трубочками; дифференциация последних совершается таким образом очень быстро, в период времени, приблизительно, между 24 и 48 часами после окукления и оказывается к концу этого срока вполне законченной. Яйцевые трубочки куколки в возрасте двух суток, полученной из голодавшей личинки, развившиеся за счет сравнительно небольшой массы питательных материалов, накопленной в течение периода питания личинки, вполне равноценны, одинаковы между собой по развитию; среди них невозможно отметить более слабых, о которых можно было бы предположить, что они дегенерируют в дальнейшем; количество же трубочек меньшее, чем у куколки, происходящей от той же матери, но из личинки, питавшейся нормально. В последующем развитии (вообще, идущем далее крайне медленным темпом, так что яичники только что выведшейся мухи почти не отличаются от яичников двудневной куколки) какого-либо изменения в числе яйцевых трубочек не наблюдается.

Эти факты не оставляют сомнений в том, что *уменьшение количества яйцевых трубочек у голодавших особей осуществляется путем развития трубочек сразу в уменьшенном числе;* закладка трубочек в нормальном, не редуцированном, количестве и последующая дегенерация части их не имеют здесь места.

Вытекающее из вышеприведенных опытов заключение об уменьшении количества яйцевых трубочек в результате недостаточного личиночного питания стоит в полном противоречии с тем, к чему раньше пришел Вейсманн, занявшись вопросом о влиянии питания личинки на формирование половых органов взрослого

насекомого и экспериментируя с тем же самым объектом—«Musca vomitoria». Опыты Вейсманна, предпринятые им в 1884 и 1885 годах, впервые были изложены печатно (в весьма краткой форме) в 1894 году [1]).

По Вейсманну, дурное питание личинок никоим образом не влечет за собой уменьшения яичников, какого-либо уклонения от нормального, полного развития этих органов. Яйцевая трубочка столь же мало может выпасть под влиянием какого-либо внешнего воздействия в течение развития, как нога или крыло. Вообще, «выпадение типичного органа есть не онтогенетический процесс, а филогенетический» [2]).

Причину указанного противоречия найти, оказывается, нетрудно. Дело в том, что Вейсманн не исследовал карликовых мух анатомически, а ограничился лишь содержанием их в неволе и наблюдением факта откладки ими яиц. Даже самые маленькие мухи откладывали, по выражению Вейсманна, «grosse Packete» яиц. Из этого наблюдения можно, мне кажется, заключить лишь одно, что карликовые мухи не теряют плодовитости окончательно. Но вывод, что яичники были развиты вполне нормально и снабжены полным числом яйцевых трубочек, самым фактом откладки яиц нисколько не подтверждается.

Сравнивая яйцевые трубочки с такими частями тела, как нога или крыло, Вейсманн игнорирует важное принципиальное различие между первыми и вторыми: яйцевые трубочки мясных мух изменяются в числе у различных особей, количество их не фиксировано наследственностью неподвижно. Из того, что яйцевые трубочки являются существеннейшими анатомическими частями яичника, еще не следует, оказывается, что каждая из них самостоятельно представлена в смысле Вейсманна в зародышевой плазме. Яйцевая трубочка не подходит, следовательно, под понятие того «типичного органа», который может выпасть лишь в течение филогенетического процесса. Если же у мух допустить дегенерацию на какой-либо более ранней стадии части тех элементов, которые впоследствии дают яйцевые трубочки, и, следовательно, отдельные трубочки считать имеющими представителей в зародышевой плазме, тогда придется признать, что воздействия среды находят в организме еще более широкое приложение.

---

[1]) August Weismann. Äussere Einflusse als Entwicklungsreize. Jena, 1894.
[2]) Там же, стр. 30.

Заключение Вейсманна, о котором я только что говорил, постоянно фигурировало в спорах о происхождении яичников рабочей стазы пчел и муравьев и неоднократно приводилось в полупопулярных книжках и научных трудах по разным поводам. Я считаю поэтому интересным попытаться выяснить, имеют ли какое-либо значение вышеизложенные новые данные в вопросе о происхождении яичников рабочих муравьев и пчел. Вопрос этот вообще далеко не специального интереса. Различная плодовитость и различное развитие яичников у рабочих и плодных самок являются, несомненно, основным и важнейшим отличием одних от других, а ди- или полиморфизм женских особей—важнейшим проявлением полиморфизма общественных перепончатокрылых вообще, так как различие между самками и самцами принадлежит преимущественно области полового диморфизма, а диморфизм самцов—явление очень редкое. Но происхождение стаз—лишь частный случай и конкретный пример того, что называется «происхождением видов».

Известно, что рабочие муравьев и пчел обладают яичниками, снабженными меньшим числом яйцевых трубочек по сравнению с плодными самками. У матки Apis mellifera L. Г. А. Кожевниковым было найдено от 110 до 173 трубочек в одном яичнике, а у рабочей не было найдено более 12 [1]). Относительно муравьев установлено, что меньшее число трубочек в яичниках рабочих встречается нередко. Из относящихся сюда работ [2]) я выберу интересные в этом отношении данные и представлю их кратко, в форме, удобной для обозрения.

Вид.	Число яйцевых трубочек в одном яичнике: у плодн. самки	у рабочего	у солдата
Eciton schmitti	около 300	яичники не найдены	
Myrmica laevinodis	12	1	
M. ruginodis	8	1	
M. scabrinodis	8—9	1	

[1]) Г. Кожевников. «Материалы по естественной истории пчелы». Выпуск второй. О полиморфизме у пчелы и у других насекомых. Изв. О-ва Любит. Естеств. Т. XCIX. Москва 1905.

[2]) Ch. Lespés. «Observations sur les fourmis neutres». Ann. des sc. nat. IV Serie. Zoologie, T. XIX, 1863.

Elisabeth Bickford. «Ueber Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisen Arbeiterinnen». Zool. Jahrbücher, Sist., IX, 1895—97. Margaret Holliday. «A study of some ergatogynic ants». Zool. Jahrbücher, Sist., XIX, 1904.

Вид.	Число яйцевых трубочек в одном яичнике: у плодн. самки	у рабочего	у солдата
M. subterranea	—12	1	
M. structor	12	1	
Pogonomyrmex barbatus var. molifaciens	25—30	1—7	
Cremastogaster minutissima	2	1	
Lasius niger	30—40	1	
Formica rufa	45	4—10	
Camponotus ligniperdus	39—40	1—3	
C. abditus var. etiolatus	6—7	1	1
. marginatus var.	12	1	3—4
C. fumides var. festinatus	15—18	1—2	1—11
C. maculatus var. sansabeanus	6—7	1	1

Уменьшенное количество яйцевых трубочек у рабочих пчел и муравьев, меньшая величина рабочих муравьев по сравнению с плодными самками, лучшее питание личинки пчелиной матки по сравнению с личинкой рабочей—вот основные факты, побуждавшие некоторых исследователей, пытавшихся теоретически подойти к выяснению явлений полиморфизма, искать причину происхождения рабочей стазы в условиях онтогенетического развития. Отсюда столь часто повторяемый, даже в специальной литературе взгляд на рабочих, как на «недоразвитых», получившихся вследствие ухудшенного питания самок. Однако, объяснение явления дифференциации стаз исключительно внешними влияниями, постоянно повторяющимися в развитии каждой особи, с полным отрицанием какого-либо значения филогенетической истории представляется примитивным для объяснения столь сложного явления и несоответствующим современному состоянию наших сведений. Теоретические построения Эмери и Поля Маршаля, стоящих на почве признания единой зародышевой плазмы, способной развиться и в организм матки и в организм рабочей, наилучшим образом свидетельствуют о том, что одних лишь внешних условий развития для выработки отличий между стазами недостаточно, и ссылки на предшествовавшую филогенетическую историю, подготовившую зародышевую плазму для должного восприятия воздействий извне, становятся неизбежны. Так, Поль Маршаль, исходя из своих наблюдений над общественными осами, у которых плодные самки появляются осенью, считает причиной, вызывающей отличия между стазами, развитие яиц, из которых получаются рабочие, в весен-

ней обстановке; он подчеркивает при этом, что зародышевая плазма должна была приспособиться в течение филогенетического развития к осенним условиям; не будь этого, не было бы и самого изменения условий и нельзя было бы говорить об «экспериментальной дихогении» [1]). Что касается Эмери, он признает за зародышевой плазмой муравьев унаследованную способность реагировать на внешние воздействия не случайным, а определенным образом, развитием одних частей и редукцией других [2]); говоря же о законах роста и корреляции, регулирующих влияние питания, Эмери видит источник этих явлений в борьбе зачатков, исход которой зависит от различной энергии роста последних, их способности усвоять, и лишь не делает последнего шага, не преступает той черты, за которой начинается Вейсманновское истолкование явления,— не признает этих свойств зачатков предопределенным в яйце [3]). По Вейсманну, сущность филогенетического развития заключается в данном случае в обособлении специальных зачатков для рабочих; это последнее есть исключительный единственный фактор дифференциации стаз, внешние же воздействия играют лишь роль стимула, решающего, какой из имеющихся в яйце зачатков разовьется. Утверждая, что яйцевые трубочки выпадали в течение филогенетического процесса, Вейсманн опирался на свои эксперименты с мясными мухами. Можно ли не считаться более с этим утверждением, если считать доказанным, что яйцевые трубочки могут выпадать под непосредственным влиянием недостаточного питания?

Поскольку дело идет об яичниках рабочих пчел, сравнение постэмбрионального развития их с тем, что было выяснено относительно способа уменьшения количества яйцевых трубочек у мясных мух, голодавших в личиночном состоянии, помогает разобраться в поставленном вопросе. Исследованием Г. А. Кожевникова впервые установлено, что яичник рабочей пчелы в течение постэмбрионального развития первоначально сходен с яичником соответствующих стадий развития у матки и снабжен таким же значительным числом яйцевых трубочек; затем бо́льшая

---

[1]) Paul Marchal. «La reproduction et l'évolution des guêpes sociales». Revue scientifique, 4 serie, T. VI, 1896.

[2]) C. Emery. «Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen». Biol. Zentralbl., XIV, 1894.

[3]) C. Emery. Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen«». Zool. Jahrbücher, Suppl. VII, 1904.

часть последних редуцируется, и лишь немногие остаются и прогрессивно развиваются, переходя в имагинальное состояние. Развитие яичников карликовых мух протекает, как было уже указано, иначе: здесь яйцевые трубочки появляются сразу в уменьшенном количестве. Ввиду этого приходится признать, что факт уменьшения числа трубочек под влиянием недостаточного питания у мясных мух сам по себе не может служить указанием на то, что и у рабочих пчел редукция яичников происходит по той же причине. Яйцевые трубочки могут закладываться в уменьшенном количестве, если личинка питалась недостаточно, но могут ли дегенерировать уже имеющиеся трубочки под влияние того же фактора— неизвестно. Перенесение заключений, почерпнутых из наблюдений над мухами, на пчел в данном случае оказывается невозможным.

Оставаясь в рамках поставленного вопроса, я считаю возможным ограничиться указанием на неприложимость этих данных для решения вопроса о роде изменчивости, проявляющейся в яичниках пчел; я не касаюсь поэтому многочисленных фактов, выявляющих общий характер полиморфизма пчел и делающих столь мало вероятным признание за этим последним соматогенной основы. Эти факты и соображения широко развиты и обоснованы в вышеприведенном исследовании Г. А. Кожевникова, который склоняется к тому, что различия между матками и рабочими у пчел не могут быть объяснены прямым влиянием различий в питании и размерах ячей.

Относительно муравьев нужно сказать, что некоторые стороны их жизни и проявления полиморфизма изучены крайне недостаточно. Остается невыясненным основной вопрос, чем вызывается в течение онтогенетического развития дифференциация стаз, какое изменение в условиях развития вызывает появление особей, принадлежащих к той или иной стазе или касте. Правда, представляется весьма вероятным, что и у муравьев решает дело изменение питания, и далее, что изменение это количественного характера, что, например, личинка, из которой выйдет плодная самка, питается обильнее той, из которой получится рабочая. Но если бы даже и был твердо установлен факт, что дифференциация стаз вызывается в течение развития количественными изменениями питания, то и тогда еще нельзя было бы судить о том, являются ли эти изменения непосредственной причиной или лишь стимулом, дающим перевес одному из готовых зачатков. Для полного выяснения вопроса о происхождении яичников «neutres» необходимо

прежде всего исследовать постэмбриональное развитие этих органов у рабочих в сравнении с развитием у плодных самок. Кроме того выяснение постэмбрионального развития яичников в связи с условиями питания тех личинок, из которых выйдут рабочие или солдаты. выяснение зависимости одного процесса от другого, может пролить свет на изучаемый вопрос.

Изучение полиморфизма муравьев в указанном направлении приобретает тем большее значение, что в этой группе мы в праве ожидать встретить и количественно, и качественно разнообразную изменчивость. В пределах одного и того же вида здесь имеется подчас поразительное богатство форм, которые, вдобавок, могут быть соединены переходами; весьма вероятно допустить, что изменчивость муравьев в различных своих проявлениях обусловливается различными факторами, имеет различное происхождение. Соматогенная изменчивость, возможно, имеет здесь более обширное поле действия; играет ли она какую-либо роль в частном случае происхождения яичников рабочей стазы,—этот вопрос может быть разрешен, как я уже указывал, в будущем, при надлежащей постановке.

Пока можно высказывать лишь предположения, и общий характер полиморфизма муравьев позволяет признать, что возможность соматогенной изменчивости яичников здесь должна приниматься во внимание. Если же эта изменчивость действительно среди муравьев имеет место, то следует иметь в виду то, что она может проявляться в сочетании с бластогенной изменчивостью яичников, дополняя последнюю, что совместимо, разумеется, лишь с теорией особых зачатков.

Вообще же соматогенное уменьшение количества яйцевых трубочек можно, я думаю, ожидать встретить у тех насекомых, у которых эти образования закладываются сравнительно поздно, в течение постэмбрионального развития; наоборот, такое уменьшение весьма мало вероятно в случаях ранней закладки трубочек, (напр., уже у эмбриона), что совпадает, повидимому, с малым их числом и отсутствием изменчивости в количестве.

В заключение пользуюсь случаем выразить благодарность профессору Григорию Александровичу Кожевникову, предложившему мне тему настоящей работы и внимательно относившемуся к ее выполнению.

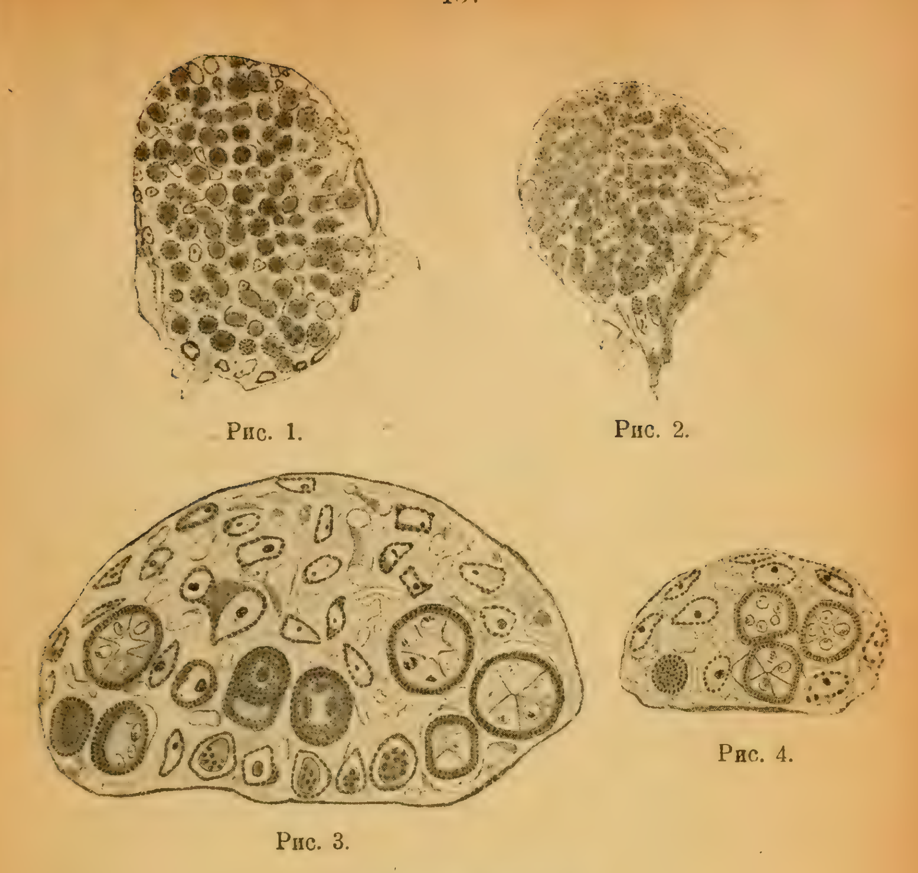


Рис. 1. Рис. 2.

Рис. 3. Рис. 4.

Объяснение рисунков.

1. Поперечный срез яичника только что вышедшей из куколки Calliphora erythrocephala Meig., нормально питавшейся в личиночном состоянии.

(Опыт № 1, серия: нормальная. В другом яичнике той же самки сосчитано 198 яйцев. трубочек.)

2. То же. Личинка была подвергнута голоданию; муха карликовая. (Тот же опыт, серия: I. В другом яичнике той же самки сосчитано 93 яйц. тр.)

Рис. 1 и 2 зарисованы при одинаковом увеличении; выбраны из серий срезы, заключающие наибольшее количество поперечно-перерезанных яйц. трубочек.

3. Поперечный срез яичника только что вылупившейся Sarcophaga coerulescens Zett, нормально питавшейся в стадии личинки. На срезе видны все 36 яйц. тр. этого яичника. (Опыт № 8, серия норм. В другом яичнике той же самки сосчитано 34 яйц. тр.)

4. То же. Личинка питалась недостаточно; муха карликовая. На срезе можно сосчитать все 13 яйц. тр. этого яичника. (Опыт тот же, серия I. В другом яичнике той же самки оказалось 12 яйц. тр.)

Рис. 3 и 4 зарисованы при одном увеличении; срезы взяты из соответствующих областей обоих яичников, где они захватывают все трубочки.

Ueber anatomische Variabilität unter directer Wirkung äusserer Einflüsse.

(Experimente an Schmeissfliegen.)

I. Ezikov. (Moskau.)

Mit 4 Abb. S. 137.

Nicht selten kann man in wissenschaftlichen, sowie in populären Schriften die Bestätigung finden, dass die ungenügende Ernährung der Insectenlarven keine Abweichung von der normalen, vollen Entwickelung der Genitalorganen der Imago nach sich zieht. Diese Bestätigung stammt von Aug. Weismann und wird immer hervorgehoben, wenn von den Ursachen des Polymorphismus bei Ameisen und Bienen die Rede ist und wenn es sich von dem Ursprunge der Arbeiterstase dieser Tiere handelt. Indessen war von Weismann nur die Tatsache festgestellt worden, dass die Zwerglinge der Schmeissfliegen, die durch das Hungern der Larven erzogen werden waren, Eier ablegten,—eine Tatsache, welche nur beweisst,dass solche Fliegen die Möglichkeit sich zu vermehren nicht vollständig verloren haben. Doch war die Frage offen geblieben, ob die Ovarien sich in irgend einer Weise verändern. Es gelang mir aber ganz genau, durch die Zählung der Eiröhren, auf demselben Object (*Calliphora erythrocephala* Meig. und *Sarcophaga coerulescens* Zett.) festzustellen, dass die Zahl der Eiröhren sich im Ovarium der Zwergfliege, infolge der ungenügenden Ernährung während des Larvenstadiums, vermindert. Diese Verminderung braucht um so intensiver zu sein, je mehr ungenügend die Ernährung gewesen war, je kürzere Zeit den Larven die Möglichkeit sich zu füttern gegeben worden war. Die von mir erhaltenen Zahlengrösser in Bezug auf die Abhängigkeit der Anzahl der Eiröhren von den Ernährungsbedingungen der Larven sind im russischen Texte tabellenartig gegeben [1]). Ausser der Larvenfütterung hängt die Eiröh-

[1]) In diesen Tabellen ist erstens die Numeration der Versuche gegeben; die Versuche №№ 1—7 sind jeder mit der Nachkommenschaft eines Weibchens *Calliphora erythrocephala* Meig gemacht; für den Versuch № 8 diente ein Weibchen *Sarcophaga coeruescens* Zett., welches je 23 Eiröhren in jedem Ovarium hatte. Unter der Nummer ist die Zeit des betreffenden Versuches gegeben. Dann folgt der Name der Serie (zuerst die Hungerserie, die während des kürzesten Zeitraums gefüttert worden war, durch I bezeichnet, dann Serie II, die etwas längere Zeit mit Futter versorgt war u. s. w.; rechts, ohne Ziffer, Normal—oder Kontrolserie, deren Larven von selbst das Fleisch gelassen haben, nachdem sie die volle Grösse erreicht hatten). Noch weiter steht unten die Zahl der Tage der Fütterung für jede Serie, ausser der normalen; dann die Länge der Puppen der betreffenden Serien in mm. und endlich die Quantität der Eiröhren in einem der Ovarien. Nur

renanzahl auch von der Quantität der letzteren, die in den Ovarien der Mutter der betreffenden hungernden Larve gewesen war. Dieses bestätigt sich dadurch, dass die im Freien lebenden Weibchen *Calliphora erythrocephala* Meig von normaler, vollen Körpergrösse, in der Hinsicht der Eiröhrenanzahl höchst variiren und ihren Nachkommen die Neigung übergeben, eine bestimmte Menge der Eiröhren zu entwickeln. Weder der Nanismus, noch die Eiröhrenanzahl wird vererbt, soweit es mindestens die groben Beobachtungen auszusprechen gestatten. Die Untersuchung der postembryonalen Entwickelung der Ovarien der im Larvenstadium hungernden Weibchen zeigte, dass die Eiröhren, die nur spät als anatomische Einheiten erscheinen, von Anfang an in verminderter Anzahl hervortreten. Dieser Umstand hat einen besonderen Wert in der teoretischen Frage von dem Ursprung der Ovarien der Ameisen und Bienenarbeiterinnen. Es war von Prof. G. Koschewnikow festgestellt, dass die Eiröhren bei Bienenarbeiterinnen während der postembryonalen Entwickelung degenerieren, so dass nur wenige ungestört bleiben und in Imago übergehen. Diese Tatsache, sowie alle unsere jetzigen Kenntnisse über die grosse Komplicität der Polymorphismuserscheinungen bei Bienen und Ameisen, machen es höchts unwahrscheinlich, an einem einzigen Faktor, der sich immer bei der Ontogenese wiederholenden äusseren Einflüssen, die Erklärung des Ursprungs der Arbeiterstase zu finden und sich damit zu befriedigen. Emery und Paul Marchal, die die für Weibchen und Arbeiterin gemeinsame, gleichartig entwickelungsfähige Keimplasma annehmen, lassen auch die phylogenetische Geschichte nicht ganz ausser Acht. Doch soll man die Möglichkeit der Verminderung der Eiröhrenanzahl unter der Wirkung des Milieu nicht vergessen. Erscheint mir in dieser Hinsicht von besonderem Interesse zu sein der Polymorphismus der Ameisen, wo die somatogene Variabilität oft eine bedeutende Rolle spielt. Hier aber stossen wir an unsere fast volle Unkenntniss gewisser Lebens und Entwickelungserscheinungen dieser Tiere. Die Untersuchung der nachembryonalen Entwickelung der Ovarien, der Erziehung der Larven, kann am besten zur Lösung der Frage dienen, — einer Frage, die gar nicht von speciellem Interesse ist.

---

im Versuch № 8 ist die Eiröhrenanzahl für beide Ovarien jedes untersuchten Weibchens, durch—vereinigt, gegeben. Die Textabbildungen, von Querschnitten der Ovarien mit gleicher Vergrösserung gezeichnet, sind 1 mit 2 (für Normal-und Zwergweibchen *Calliphora erythrocephala*) und 3 mit 4 (für *Sarcophaga coerulescens*) zu vergleichen.

О функции Mesocoracoideum костистых рыб.

В. Васнецов.

С 10-ю рисунк. в тексте.

(Из Института Сравнительной анатомии 1-го Московского Государственного Университета.)

Исследуя развитие скелета грудного плавника Lepidosteus osseus и выясняя морфологическое значение его частей, я натолкнулся на вопрос о роли mesocoracoideum,—элемента, соединяющего части первичного плечевого пояса, так называемую scapula и coracoideum. Эта особая часть первичного пояса имеется у некоторых групп Teleostei, а именно у Ostariophysi и у Malacopterygii. У всех прочих групп Teleostei mesocoracoideum отсутствует. Но он имеется, если следовать взглядам Гегенбаура (1864), у Chondrostei и Holostei (Гегенбаур находит ее гомолог и в плечевом поясе селахий). Эти факты наводят на вопрос о роли mesocoracoideum, о его морфологическом и функциональном значении и о его эволюции. Целью настоящей работы является выяснение функции mesocoracoideum, что поможет понять и его эволюцию.

Попытку объяснить роль mesocoracoideum я нашел только в работах Тило (1896) и Пихлау (1908). Последний автор, впрочем, просто повторяет объяснение, данное Тило. Тило, исходя из общности строения мускулатуры Esox, не имеющего mesocoracoideum и Silurus, у которого он есть, считает, что mesocoracoideum не связан с теми или иными мускулами, а служит для укрепления сочленовной части пояса. Исчезновение mesocoracoideum у некоторых рыб Тило объясняет просто слабым развитием у них плавника, в частности, его краевого луча. Однако, относительно Salmonidae и Cyprinidae Тило делает оговорку, что у них к mesocoracoideum прикрепляются мышцы и роль его должна быть другая, но какая не указывает. Пихлау же

распространяет толкование Тило и на указанные выше формы. Такие объяснения не могут быть правильными уже потому, что плавники Teleostei, не обладающих mesocoracoideum, развиты не слабее, а иногда даже сильнее, чем у форм, имеющих его. Хотя, за небольшим исключением, линия причленения грудного плавника к телу у рыб с mesocoracoideum лежит близко к горизонтальной плоскости и не требует более сильного укрепления, однако, объяснения указанных авторов, именно вследствие существования исключений, не могут считаться правильными. Правда, если мы обратим внимание на положение грудного плавника относительно тела рыбы и особенно положение линии его причленения к телу, то найдем, что у всех Teleostei с mesocoracoideum плавники лежат в плоскости, более или менее близкой к горизонтальной. При этом линия причленения плавника не перпендикулярна к оси тела, а расположена под углом к ней, так что латеральный край продвинут более дорзально и краниально, чем медиальный край (латеральный край соответствует переднему или преаксиальному краю у эмбриона). В некоторых случаях в спокойном положении плавник бывает повернут под углом к горизонтальной плоскости, но при отведении плавника от тела его пластинка располагается уже строго горизонтально.

У Teleostei без mesocoracoideum, напротив, как пластинка плавника, так и линия ее сочленения с телом лежат в вертикальной плоскости. Край плавника, соответствующий латеральному краю у Teleostei с mesocoracoideum (эмбриональный передний или преаксиальный край), является верхним.

Таким образом присутствие mesocoracoideum как бы связано с положением плавника. Mesocoracoideum свойствен рыбам с горизонтально стоящим плавником. Возникает вопрос, нельзя ли на основании этой связи объяснить роль mesocoracoideum. Пояс лежит в плоскости вертикальной, а линия сочленения плавника в горизонтальной, так что пояс должен сильно раздвинуться в толщину, чтобы сочленение это было прочно, или должны быть какие-либо связи, укрепляющие эту сочленовную часть, лежащую перпендикулярно ко всему прочему поясу. Из этого соображения объяснение, даваемое Тило mesocoracoideum, как укрепляющему элементу, становится как бы весьма вероятным, т.-е. что горизонтально лежащий плавник при вертикально стоящем поясе вызывает образование в этом последнем особых перекладин, укрепляющих сочленовную часть.

Но существует некоторое число, правда, очень незначительное, исключений из изложенного выше правила, именно есть формы с горизонтально стоящим плавником и без mesocoracoideum. Наиболее известным представителем таких форм является Esox lucius. Эти исключения лишают толкование Тило—Пихлау его убедительности.

Для выяснения роли mesocoracoideum, который является местом прикрепления мышц, мне казалось необходимым выяснить функцию мускулатуры грудного плавника рыб как обладающих mesocoracoideum, так и не обладающих им. Поэтому я исследовал строение мускулатуры грудного плавника представителей различных групп Teleostei и кроме того производил наблюдения над движениями грудных плавников живых представителей различных групп рыб в аквариумах.

Результаты этих исследований, изложенные ниже, и позволяют подойти к решению поставленного вопроса. К сожалению, вследствие невозможности в настоящее время доставать в достаточном количестве живой материал, мне пришлось для выяснения функций отдельных мышц основываться не на экспериментальных исследованиях, а на анатомических данных, направлении волокон и точках прикрепления мышц, сопоставляя эти данные с наблюдавшимися движениями.

Работа эта была произведена в лаборатории Института сравнительной анатомии Московского университета, откуда мною была получена также часть материала.

Не могу не принести своей сердечной благодарности заведующему Институтом сравнительной анатомии профессору А. Н. Северцову за поддержку в работе, за советы и руководство, а также тогдашнему ассистенту Института, ныне профессору, И. И. Шмальгаузену за ценные указания и советы.

Часть материала получена мною от М. Е. Макушка, за что приношу ему благодарность. Наблюдения над живыми рыбами производились, главным образом, в аквариуме Московского зоологического сада, за что я также приношу свою благодарность тогдашнему директору сада Ю. А. Белоголовому.

Мускулатура грудного плавника.

Что касается литературы по данному вопросу, то она сообщает в общем довольно схематичные сведения. Более старые авторы [Оуен (1866), Мекель (1821)] различают две группы мускулов: дорзо-

медиальную и вентролатеральную, в которых в свою очередь различают по два слоя: поверхностный и глубокий. Более новые исследователи выделяют в вентролатеральной группе еще мускул, отводящий краевой луч [Гаррисон (1895), Пихлау (1908), Беллинг (1912), Жаке (1899), Тило (1896), Фохт и Юнг (1899), Браус (1900)].

Этот мускул описывается, главным образом, у Teleostei с mesocoracoideum; у них же указанные авторы (за исключением Гаррисона) выделяют мускул, приводящий краевой луч. Для рыб без mesocoracoideum этот мускул выделяют только Фохт и Юнг у Perca.

Вообще более подробно описана мускулатура грудного плавника рыб с mesocoracoideum семейств Salmonidae и Siluridae, у которых не констатировано разделения мускулатуры обеих групп на поверхностный и глубокий слой. Тип без mesocoracoideum у большинства авторов описан более схематично и только одна работа, а именно:—«Der Bau der vorderen paarigen Extremiteten und des Schultergürtel des Trigla» Беллинга, подробно описывает мускулатуру такой формы, правда, специализированную по мнению автора.

Мною была исследована мускулатура в дефинитивном состоянии у следующих представителей Teleostei:

I. Имеющих mesocoracoideum:

1. Silurus glanis.
2. Salmo salar.
3. Leuciscus idus.
4. Tinca tinca.
5. Caspialosa caspia.
6. Nemachelus barbatus.

II. Не имеющих mesocoracoideum:

1. Lucioperca lucioperca.
2. Perca fluvaitilis.
3. Acerina cernua.
4. Labrus.
5. Trachurus.
6. Cottus fluviatilis.
7. Scorpena porca.
8. Uranoscopus scaber.
9. Centronotus gunellus.
10. Zoarces vivipara.
11. Gobius.
12. Blennius.
13. Rhombus.
14. Mugil cephalus.
15. Belone acus.
16. Matella.
17. Angvilla.
18. Esox lucius.
19. Myoxocephalus scorpius.

Мускулатура всех исследованных рыб, за небольшим исключением, распадается на два типа, от которых отдельные представители отличаются частностями.

Оба эти типа мускулатуры оказываются тесно связанными с строением и положением грудного плавника.

Первый тип мускулатуры плавника наблюдается у рыб, имеющих mesocoracoideum, у которых как линия причленения плавника, так и сам плавник лежат близко к горизонтальной плоскости. Второй тип наблюдается у рыб, не имеющих mesocoracoideum, у которых основание плавника и сам плавник в покое лежат в вертикальной плоскости.

Представителем первой группы может быть взят Leuciscus idus, второй—Lucioperca lucioperca.

Скелет плечевого пояса Leuciscus idus состоит из так называемого вторичного пояса—большой кости cleitrum, стоящей почти в вертикальной плоскости, и из костей первичного пояса, с ней соединенных. Первичный плечевой пояс состоит: из пластинки, лежащей более или менее горизонтально, так называемой scapula, с которой сочленяется скелет свободной конечности; из coracoideum, расположенного вентрально от scapula в вертикальной плоскости, и из костной дуги mesocoracoideum, идущей от верхнего конца scapula сначала вверх, вдоль cleitrum, а затем назад, внутрь и вниз, к верхнему краю coracoideum. Скелет свободной конечности состоит из кожных лучей и из первичного скелета; среди первых выделяется своей толщиной латеральный луч; его я называю согласно номенклатуры Брауса (для ганоид) os marginalis. Первичный скелет, состоящий из 4-х radialia, имеющих в общем форму треугольника, одна сторона которого сочленяется с плечевым поясом, другая с кожными лучами и третья, медиальная, остается свободной.

Мускулатура покрывает собою весь первичный скелет. В ней можно различить группы—ветролатеральную и дорзомедиальную. Вентролатеральная группа предстетавлена тремя мускулами (рис. 1 и 2). Первый идет от края cleitrum и переднего края coracoideum наклонно снизу вверх и прикрепляется к наружным отросткам оснований всех кожных лучей; мускул этот можно назвать abductor superficialis (рис. 1 ab. s.) [1] Если удалить этот мускул, то под ним бу-

[1]) Наименование всех мускулов, кроме мускулов краевого луча, я беру из работы Грарисона (1895). Мускулы краевого луча я именую— согласно с Браусом, так как Гар-

дут видны два другие мускула. Один из них, m. abductor profundus (рис. 2. ab. p.), начинается от поверхности дистальной части coracoideum и от основания 3-х медиальных radialia; волокна его направлены еще более наклонно снизу вверх и прикрепляются

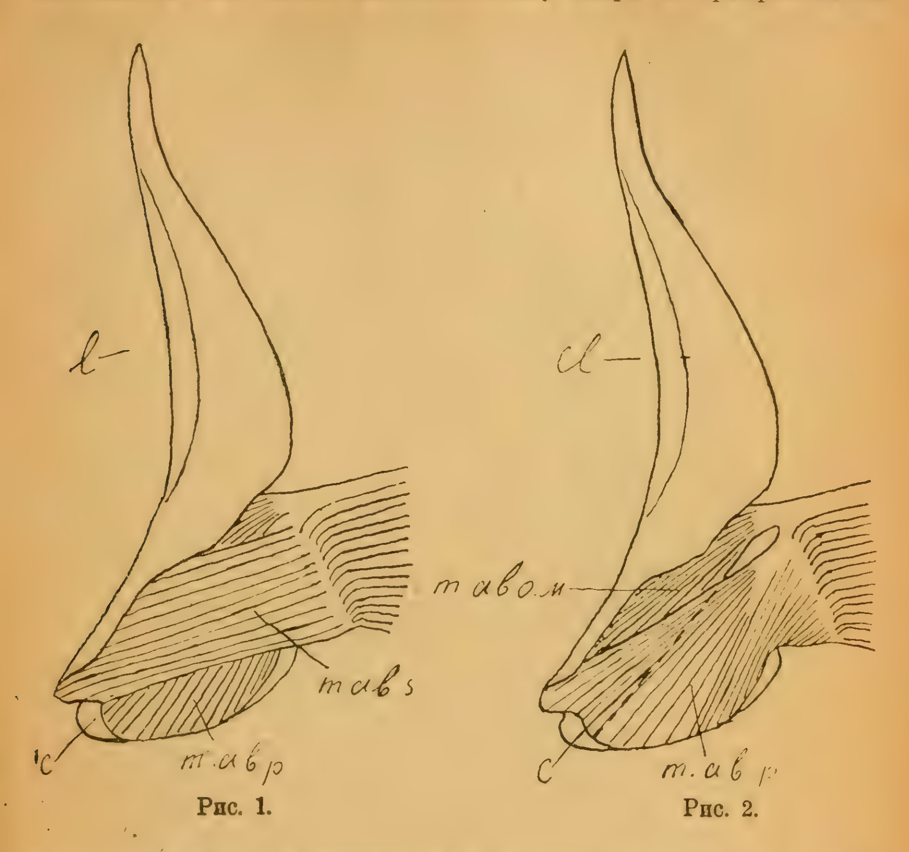


Рис. 1. Рис. 2.

к основаниям всех кожных лучей; 3-й мускул (рис. 2. ab. o. m.) я называю m. abductor ossis marginalis, но с равным правом он может быть назван, согласно Гаррисону, m. arrector, так как он действительно растягивает пластинку плавника. Этот мускул начинается от cleitrum, от проксимальной части coracoideum и от перепонки, затягивающей отверстие между этими костями. Волокна его идут

рисон указывает только отводящий мускул краевого луча, называя его m. arrector, а приводящий мускул не выделяет и общей массы глубокого приводящего. Удобнее же именовать оба мускула краевого луча, как антагонистов, аналогичными именами. Сам я ввожу новые наименования только для двух вентральных мускулов плавника рыб без mesocoracoideum, так как они до меня не были описаны.

снизу вверх и одним мощным сухожилием прикрепляются к латеральному краю основания краевого луча.

Дорзомедиальная группа мышц также распадается на 3 мускула. Первый из них, m. adductor superficialis (рис. 3 ad. S.), начинается от cleitrum выше места, где к cleitrum подходит mesocoracoideum; он идет вниз и назад и отдельными сухожилиями прикрепляется

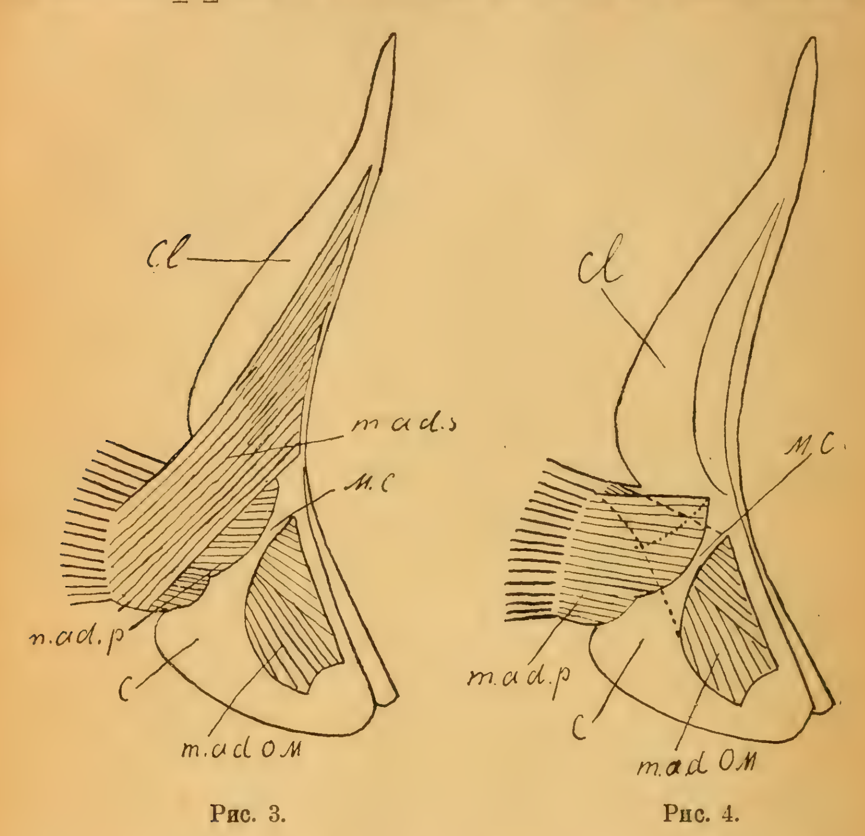


Рис. 3. Рис. 4.

ко всем кожным лучам (кроме краевого), несколько отступя в дистальном направлении от их основания. Кроме того он прикрепляется к медиальному краю медиального radiale. Волокна этого мускула, прикрепляющиеся к наиболее латеральным и кожным лучам, начинаются наиболее вентрально у самого mesocoracoideum, а оканчивающиеся наиболее медиально начинаются наиболее дорзально. Таким образом получается перекрест волокон или, вернее, их пучков. (У некоторых форм, как-то: Caspialosa, Salmo, Nemacheilus, указанные выше вентральные пучки начинаются от

cleitrum и scapula под mesocoracoideum, под которым и проходят на своем пути к месту прикрепления.) Следующий мускул—m. adductor profundus (рис. 4 ad. p.), начинается от mesocoracoideum и coracoideum у основания mesocoracoideum и от 3-х медиальных radialia; прикрепляется он к основаниям всех кожных лучей, кроме краевого. Наконец, последний мускул—m. adductor ossis marginalis начинается от cleitrum ниже mesocoracoideum, от переднего края coracoideum и от перепонки между этими двумя костями, проходит под mesocoracoideum и прикрепляется одним широким сухожилием на медиальной стороне основания краевого луча.

Таков общий тип мускулатуры.

Отступление от него представляет мускулатура грудного плавника Silurus glanis, у которой в дорзомедиальной группе дифференцируется только m. adductor ossis marginalis; поверхностный же и глубокий мускулы друг от друга не отделены и представляют один общий adductor. В вентро-латеральной группе поверхностный и глубокий слои отделены, но не вполне, и сливаются друг с другом у места прикрепления к кожным лучам. Зато пучки этого общего аддуктора, идущие к краевому лучу, помимо m. abductor ossis marginalis, выделились в особый мускул (на что указывает также и Тило). У Salmo, вопреки указаниям других исследователей (Гаррисон, Пихлау), я также не нашел в дорзомедиальной группе дифференциации на два слоя.

Для рыб, не имеющих mesocoracoideum, типичной является мускулатура Lucioperca lucioperca. У него скелет плечевого пояса отличается от предыдущего типа тем, что в нем отсутствует mesocoracoideum и пластинка scapula лежит не в горизонтальной, а в вертикальной плоскости более или менее сагитально. Таким образом мышцы плавника разделяются на две группы: латеральную (соответствующую вентро-латеральной группе у рыб с mesocoracoideum) и медиальную (соответствующую дорзомедиальной у рыб с mesocoracoideum). Латеральная группа мышц у рыб без mesocoracoideum состоит из тех же самых мускулов, что и у рыб с mesocoracoideum, только m. abductor superficialis своим сухожилием не прикрепляется к краевому лучу, а m. abductor profundus начинается не от radialia и coracoideum, как у первого типа, а только от coracoideum (рис. 5 ab. p).

В медиальной группе мышц, как и следовало ожидать, существует значительное отличие от предыдущего типа. В m. adductor superficialis сильно выражено перекрещивание волокон, так что

пучки, отходящие наиболее вентрально, прикрепляются к лучам, лежащим дорзально, при этом вентральные пучки идут не сверху вниз, а горизонтально или даже снизу вверх (рис. 6 ab. s.). M. abductor profundus начинается от coracoideum и scapula, так как mesocoracoideum отсутствует, а radialia, как и с латеральной стороны, остаются свободными. Прикрепляется этот мускул ко всем

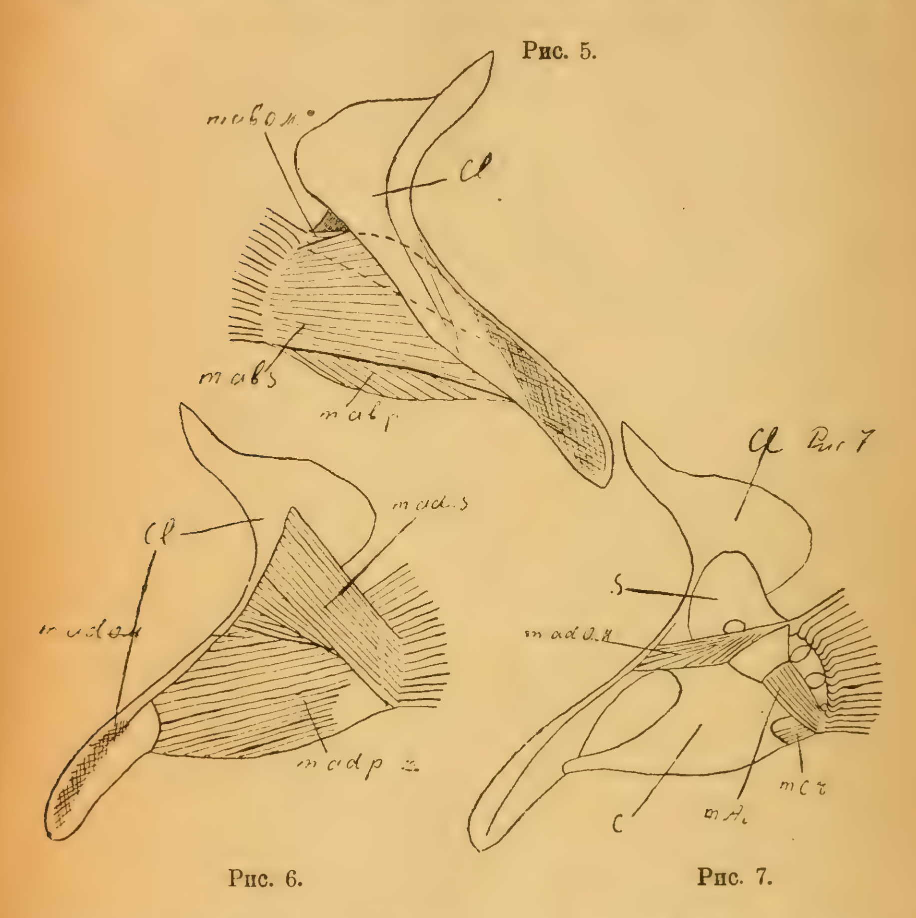


Рис. 5.

Рис. 6.

Рис. 7.

кожным лучам, кроме 5-ти вентральных (рис. 6 ad. p.). M. abductor ossis marginalis тоже существует, но так слабо развит, что едва отделим от всей массы m. adductor profundus (рис. 7 ad. o. m.), который к тому же разбит на отдельные пучки. Каждый из этих пучков прикрепляется отдельным сухожилием только к одному лучу.

Кроме этих мышц в медиальной группе мы находим еще два мускула. Один идет от задне-нижнего угла scapula и прилежащей

части 3-го radiale (считая с вентрального края) и прикрепляется к основанию пяти вентральных лучей (рис. 7 A. i.). Мускул этот я называю m. arrector inferior, так как по своему положению и направлению волокон он, несомненно, служит для расправления пластинки плавника вниз. Другой мускул весьма слабо развит и идет от заднего отростка coracoideum (processus postcoracoideus) к вентральному radiale; этот мускул можно назвать m. coracoradialis (рис. 7 c. r.). Оба только что упомянутые мускула были описаны только Беллингом для Trigla, как специально ей присущие в связи с специальным развитием вентральных лучей плавника. Но я нашел их за небольшим исключением (и притом у специализированных форм) у всех представителей Teleostei, не имеющих mesocoracoideum, хотя и в разной мере развитыми.

Наиболее резким отступлением от указанного типа является мускулатура грудного плавника Gobius. Главное различие заключается в строении m. abductor profundus. Начинается этот мускул у Gobius от coracoideum и от 3-х вентральных radialia на всем их протяжении; при этом пучки, идущие от coracoideum, направлены горизонтально или наклонно снизу вверх и пучки, идущие от оснований radialia, направлены наклоном снизу вверх под большим углом; пучки же, начинающиеся ys'о концов radialia, идут снизу вертикально, при этом направление пучков меняется постепенно, по мере того, как их начало помещается более дистально и дорзально. К этому надо прибавить, что пучки, начинающиеся более дистально и, следовательно, направленные более вертикально, прикрепляются и к более дорзальным лучам. Таким образом получается перекрест волокон почти под прямым углом. Подобное же строение m. abductor profundus я нашел у Blennius. Другие отличия мускулатуры грудного плавника Gobius заключаются в том, что у него сильно развит m. coracoradialis, не дифференцирован m. adductor ossis marginalis и отсутствует m. arrector inferior. Этого последнего мускула мы не находим у Cottus, Uranoscopus, Rhombus и Zoarces. У Centronotus и Scorpena этот мускул, хотя и развит, но не отделен вполне от всей массы m. adductor profundus. У Anguilla он развит несколько иначе, а именно он начинается от всего края coracoideum, к которому причленяются radialia, и прикрепляется ко всем кожным лучам. M. coracoradialis отсутствует у Cottus, Uranoscopus, Rhombus, Anguilla, Belone и Mugil. M. adductor ossis marginalis сильно развит у Matella и Anguilla и слабо дифференцирован у Cottus и Rhombus.

Интересной для решения поставленного выше вопроса является мускулатура грудного плавника Esox lucius, так как ее плавник расположен так же, как у рыб с mesocoracoideum (который между тем у нее отсутствует).

Оказалось, что мускулатура грудного плавника Esox является до некоторой степени промежуточной между двумя типами. В вентральной группе не имеется дифференциации на поверхностный и глубокий мускулы, а существует только один, имеющий в разных своих порциях различное направление волокон. Начинается он от cleitrum, нижнего края coracoideum и от 2-х вентральных radialia. M. abductor ossis marginalis развит довольно сильно. В дорзомедиальной группе мы находим m. adductor superficialis, начинающийся более вентрально, чем у представителей второго типа, так что его волокна идут только слегка наклонно к горизонтальной плоскости. Прикрепляется он не только к кожным лучам, но и к краю медиального radiale, как у первого типа. M. adductor profudus начинается от cleitrum, coracoideum и двух медиальных randialia. M. adductor ossis marginalis развит сравнительно слабо. M. m. arrector inferior и coracoradialis отсутствуют. Таким образом по участию radialia в прикреплении мышц и по отсутствию специальной мускулатуры вентрального (медиального) края мускулатура грудного плавника Esox приближается в мускулатуре рыб с mesocoracoideum, а по слабому развитию m. adductor ossis marginalis— к мускулатуре рыб без mesocoracoideum.

Движение грудного плавника Teleostei.

По вопросу о движении грудного плавника я не нашел никаких данных в литературе, кроме некоторых, весьма общих указаний в предварительном сообщении И. И. Шмальгаузена (1916) о функциональном значении плавников рыб. Шмальгаузен указывает, что у Serranus плавник стоит в вертикальной плоскости и движется, главным образом, в горизонтальной, а у Carassius исходное положение плавника горизонтальное, а движется он, главным образом, в вертикальной плоскости; кроме того он указывает, что грудные плавники могут производить удары вперед и назад, а также удары косо вниз или волнообразные движения и, наконец, что плавник может принимать косую установку для удержания тела рыбы на определенном уровне (обычно у Motella).

Чтобы выяснить характерные движения грудного плавника, я произвел ряд наблюдений над обычными движениями грудного плавника у различных представителей Teleostei.

Для рыб с mesocoracoideum я наблюдал

1. Cyprinus carpio,
2. Salmo trutta fario,
3. Amiurus catus,
4. Misgurnus fossilis.
5. Tinca tinca,
6. Ruthilus ruthilus;

для рыб без mesocoracoideum:

1. Epomotis aureus,
2. Apomotis obscurus,
3. Perca fluviatilis,
4. Anguilla anguilla,
5. Umbra krameri,
6. Centronotus gunellus,
7. Myoxocephalus scorpius,
8. Zoarces vivipara,
9. Gasterosteus aculetus,
10. Gadus morrua,
11. Esox lucius.

Характер движения грудного плавника может быть приурочен к тем же двум типам. Один способ движения характерен для рыб без mesocoracoideum, а другой для рыб с mesocoracoideum.

В первом типе (у Teleostei без mesocoracoideum) при обычном движении пластинка плавника остается в вертикальной плоскости и движется вперед и назад в плоскости горизонтальной (рис. 8 А). Кроме этого обычного движения, у Anguilla наблюдается поворот пластинки плавника в горизонтальное положение, при чем нижний край направлен назад, а верхний вперед. Находясь в таком положении, плавник двигается вверх и вниз. У Gadus и Perca наблюдается при движении плавника вперед и назад поворот плавника в горизонтальное (Gadus) или наклонное положение, при чем при движении вперед верхний край опережает нижний, при движении же назад может опережать или верхний или нижний. У Myoxocephalus и Centronotus наблюдается при движении плавника вперед изгибание пластинки плавника, при чем верхний край направлен вперед. Если к этим наблюдениям присоединить указание Шмальгаузена, что Motella может ставить грудной плавник для планирования в косое положение, то мы можем принять такое поворачивание грудного плавника в наклонное положение обычным среди рыб без mesocoracoideum.

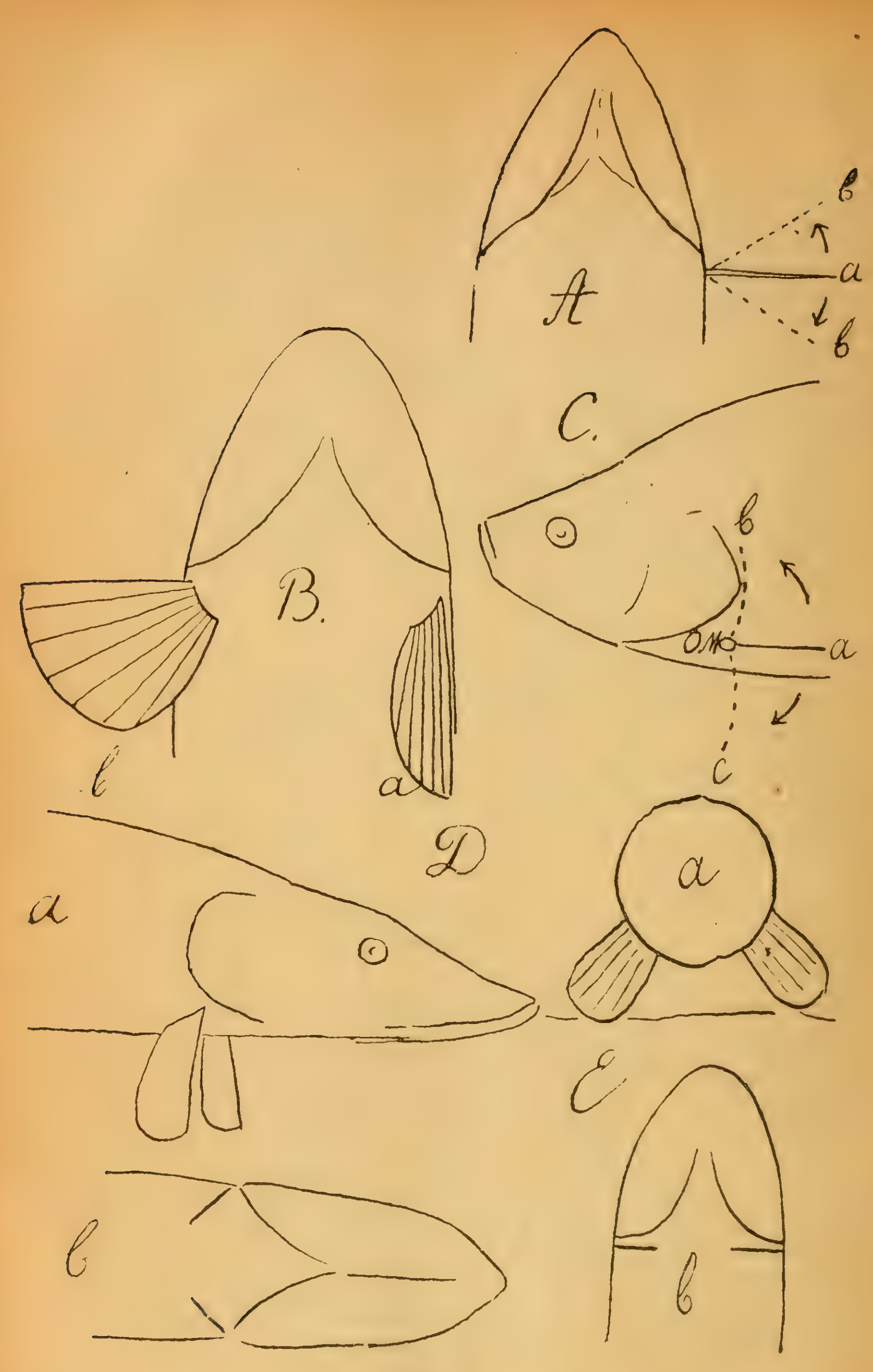


Рис. 8.

У Teleostei с mesocoracoideum грудной плавник в спокойном состоянии лежит почти в горизонтальной плоскости, при чем краевой луч приложен к телу (рис. 8 В а). Первое движение состоит в отведении краевого луча, при чем это движение совершается в горизонтальной плоскости, так что пластинка плавника расправляется в этой же плоскости (рис. 8 В b). Такое положение плавника является исходным для других движений, а именно в одном случае пластинка, вращаясь вокруг краевого луча, как вокруг оси, поворачивается вверх задним краем и принимает вертикальное положение (рис. 8 С b); во втором случае пластинка плавника поворачивается таким же образом вниз от краевого луча и занимает также вертикальное положение (рис. 8 С с). Других движений у рыб с mesocoracoideum не наблюдается. Эти движения ясно выражены у представителей Cyprinidae и близких форм. У Salmo способность поворачивать плавник выражена несколько слабее, и пластинка плавника не доходит до вертикального положения, особенно при повороте вверх. Еще слабее выражены эти повороты у Amiurus (поворота вниз я совсем у него не наблюдал).

Теперь посмотрим, каковы движения грудного плавника у Esox. Здесь наблюдается прежде всего отведение краевого луча и расправление плавника совершенно, как у рыб с mesocoracoideum. Поворот вверх от краевого луча не производится, а поворот вниз совершается так, что весь плавник и краевой луч также наклоняются вниз (рис. 8 D а).

Подобный поворот плавника вниз наблюдаем и у близкой к Esocidae Umbra. У Umbra плавник лежит вертикально и основание его соединяется с телом тоже по вертикальной линии. Кроме обычных для всех рыб без mesocoracoideum движений плавника вперед и назад в горизонтальной плоскости, наблюдается еще опускание всего плавника вниз, при чем рыба опирается опущенными плавниками на дно (рис. 8 Е а).

Таким образом мы видим, что в самом движении оба типа грудных плавников отличаются друг от друга. При этом относящиеся к первому типу с mesocoracoideum вращают пластинку плавника на 180°, при чем в обоих крайних положениях пластинка плавника стоит вертикально, а формы без mesocoracoideum—из вертикального на 90° в горизонтальное. Переходные формы опускают плавник вниз. В общем движение грудного плавника рыб без mesocoracoideum проще, чем с mesocoracoideum.

Функция мышц грудного плавника.

Что касается литературы по данному вопросу, то в ней имеются весьма общие указания, и о функции мышц часто приходится косвенно заключать по тем названиям, которые даны им разными авторами. Для Teleostei без mesocoracoideum имеются следующие указания: m. abductor superficialis отводит и поднимает плавник (Оуен, Беллинг), m. abductor profundus отводит и опускает (Оуен) или покачивает (Беллинг) плавник; m. abductor ossis marginalis отводит и поднимает краевой луч (Беллинг). Относительно группы adductores указывается, что adductor superficialis приводит и поднимает плавник (Оуен, Мекель, Беллинг); m. adductor profundus или поднимает плавник (Мекель) или опускает (Беллинг) и при этом раздвигает лучи (Оуен). M. m. arrector inferior и coracoradialis описывает только Беллинг, как связанные с специализированными вентральными лучами у Trigla. По его мнению, m. arrector inferior опускает и сгибает эти лучи, а coracoradialis приводит radiale к coracoideum.

Что касается рыб с mesocoracoideum, то относительно них мы находим следующие указания: m. abductor superficialis оттягивает плавник вперед и в сторону (Пихлау); m. abductor profundus оттягивает плавник в сторону и вниз (Пихлау); m. abductor ossis marginalis расправляет плавник, оттягивая краевой луч в сторону и вниз (Пихлау, Мекель, Гаррисон); m. adductor superficialis приводит плавник к телу (Пихлау); m. adductor profundus плотнее прижимает плавник и поднимает его (Пихлау); m. adductor ossis marginalis расправляет плавник, приближая краевой луч к телу и поднимая его (Пихлау). Из таких общих замечаний трудно вывести суждение о роли отдельных мышц при движении плавника.

Если мы сопоставим строение скелета плавника, расположение мышц и направление их волокон с наблюденными в плавнике движениями, то можем с некоторым приближением составить суждение о функции отдельных мышц.

Сперва возьмем Teleostei, не обладающих mesocoracoideum, как более легких для понимания.

M. abductor superficialis идет от cleitrum прямо к основаниям кожных лучей, при чем волокна его направлены параллельно оси тела и лучам плавника. Единственным действием его может быть движение всего плавника вперед в горизонтальной плоскости,

т.-е. он производит обычное для рыб этого типа движение. M. abductor profundus идет от нижней части coracoideum и cleitrum наклонно снизу вверх. Сокращение его вызвало бы движение плавника наклонно вниз и вперед, при чем пластинка плавника была бы наклонена близко к горизонтальной плоскости. Такое движение мы тоже наблюдали у рыб этого типа (Gadus, Perca). M. abductor ossis marginalis направлен наклонно снизу вверх и прикрепляется к дорзальной поверхности основания краевого луча. Сокращение его вызовет отведение краевого луча вверх и вперед; плавник расправится. Таким образом роль этого мускула расправлять плавник, особенно при движении вперед, а также он способствует повороту плавника в горизонтальную плоскость. Вероятно, действие этого мускула производит то искривление плавника вперед верхним краем, которое наблюдается у Myoxocephalus и Centronotus.

Перейдем теперь к медиальной группе мышц.

В m. adductor superficialis мы видим перекрест волокон, при чем одни порции идут от cleitrum наклонно сверху вниз к более вентральным лучам, а другие горизонтально или даже наклонно снизу вверх к более дорзальным лучам. При сокращении всех этих порций плавник повернется вокруг центральной своей оси из вертикальной плоскости в горизонтальную (или близкую к ней). Такой поворот мы и наблюдали у Gadus и Anguilla и указали на распространенность его среди рыб, не обладающих mesocoracoideum. У m. adductor profundus волокна идут более или менее параллельно оси тела и лучам плавника. При сокращении этот мускул будет двигать плавник в горизонтальной плоскости назад и к телу—движение обычное для данного типа.

M. adductor ossis marginalis, идущий снизу вверх к основанию краевого луча, может расправлять плавник при движении его назад. Так как это движение не обособлено от общего движения плавника назад, то и мускул этот является слабо дифференцированным. Кроме того он может играть роль при указанном выше движении плавника назад, когда верхний край опережает нижний. Развит он наиболее сильно у Gadidae и Anguilla, у которых поворот плавника в горизонтальную плоскость наиболее сильно выражен. M. arrector inferior, идущий наклонно сверху вниз к основанию нижних лучей, отводит их, расправляя плавник вниз, особенно при движении плавника назад. M. coracoradialis в общем развит слабо в виде тонкого слоя волокон; роль его приводить radiale к коракоиду, помогая таким образом предыдущему мускулу.

Такимъ образомъ все наблюдаемые движенія плавника у Teleostei безъ mesocoracoideum требуютъ участія следующихъ мускуловъ:

1) движеніе въ горизонтальной плоскости впередъ—m. m. abductor superficialis и abductor ossis marginalis;

2) движеніе назадъ въ той же плоскости—m.m. adductor profundus, adductor ossis marginalis и arrector inferior;

3) поворотъ изъ вертикальнаго положенія въ горизонтальное—m.m. adductor superficialis и abductor ossis marginalis;

4) движеніе повернутаго плавника внизъ—m. abductor profundus.

Что касается наиболее сильно отступающаго отъ типичнаго для рыбъ безъ mesocoracoideum строенія мускулатуры груднаго плавника Gobius, то действіе его мышцъ можетъ быть объяснено следующимъ образомъ. Въ m. abductor profundus пучки, идущіе наклонно отъ coracoideum снизу вверхъ, притягиваютъ лучи впередъ и внизъ; пучки, идущіе отъ нижнихъ radialia къ верхнимъ, сгибаютъ всю пластинку свободной конечности. Такимъ образомъ при действіи m. abductor profundus весь плавникъ сгибается и наклоняется верхнимъ краемъ впередъ и внизъ. Исходя изъ такого положенія плавника, объясняется и сильное развитіе m. coracoradialis. Начинается этотъ мускулъ не на самомъ краю посткоракоиднаго отростка, а отъ внутренней его стороны, отъ особаго гребня. Сокращаясь, этотъ мускулъ тянетъ нижнее radiale назадъ, еще более наклоняя плавникъ. Въ такомъ положеніи плавникъ стоитъ косо верхнимъ краемъ впередъ и можетъ служить для подъема рыбы въ воде, при чемъ вода давитъ снизу, отчего и требуется более сильное укрепленіе въ этомъ направленіи.

Объясненіе действія мускуловъ въ плавнике Teleostei съ mesocoracoideum более сложно. Начнемъ опять съ группы вентролатеральной. M. abductor superficialis, волокна котораго идутъ отъ cleitrum снизу вверхъ къ основанію кожныхъ лучей, сокращаясь при расправленномъ плавнике, поворачиваетъ пластинку плавника внизъ отъ краевого луча, т.-е. производитъ движеніе, характерное для рыбъ, имеющихъ mesocoracoideum. M. abductor profundus по своему сильно наклонному направленію волоконъ снизу вверхъ можетъ служить для укрепленія расправленнаго плавника, а также можетъ помогать при указанномъ выше повороте особенно сокращеніемъ пучковъ, начинающихся отъ radialia. M. abductor ossis marginalis отводитъ краевой лучъ въ горизонтальной плоскости и расправляетъ плавникъ.

Обратимся теперь къ дорзомедіальной группе мышцъ. M. adductor superficialis имеетъ направленіе волоконъ такое же, какъ у рыбъ безъ mesocoracoideum, только волокна идутъ более вертикально.

Перекрест волокон также существует, так что пучки, начинающиеся более дорзально, прикрепляются более медиально, а начинающиеся более вентрально, прикрепляются более латерально. Сокращаясь при расправленном плавнике, мускул этот поворачивает пластинку плавника вверх от краевого луча, приподнимая всю пластинку. M. adductor ossis marginalis, направленный снизу вверх и прикрепленный к внутренней стороне основания краевого луча, может оттягивать краевой луч назад и вверх. Это движение необходимо при повороте пластинки плавника вниз от краевого луча, сохраняющего горизонтальное положение этого последнего. Объяснение действия m. adductor profundus наиболее трудно. Часть его волокон отходит от mesocoracoideum, при чем опять-таки волокна, отходящие дорзально, прикрепляются более медиально, чем вентральные. Другая часть волокон начинается от задне-нижней части coracoideum, и, наконец, последняя порция идет от radialia к медиальным лучам. Когда расправленный плавник действием m. adductor superficialis поворачивается вверх от краевого луча, то начало m. adductor profundus на mesocoracoideum окажется по оси вращения плавника. Медиальный край плавника приближается в дорзальной части mesocoracoideum, а латеральный край плавника— к вентральной, а мускул, лежащий медиально от пластинки плавника, вследствие ее поворота окажется лежащим латерально от нее. При сокращении волокон, начинающихся от mesocoracoideum, пластинка плавника приближается еще более к вертикальной плоскости. Кроме того отростки основания кожных лучей, к которым прикрепляются волокна m. adductor profundus, идут под углом к главной оси луча, поэтому при сокращении мускула лучи наклоняются косо вперед, что еще более приближает пластинку плавника к вертикальной плоскости (рис. 9). Пучки, начинающиеся от radiale, тоже могут при повороченном вверх плавнике нагибать лучи вперед. Если отведенная пластинка плавника остается горизонтальной и не повернута действием m. adductor superficialis, то m. adductor profundus, лежащий медиально от пластинки плавника, при сокращении прикладывает плавник к телу. Следовательно, m. adductor profundus является мускулом двойного действия в зависимости от положения плавника. До поворота плавника как мускул приводящий, а после поворота плавника как мускул отводящий.

Если бы начало m. adductor profundus лежало на поясе краниально от места причленения плавника, то этот мускул мог дей-

ствовать только как отводящий мускул и притом поднимал бы весь плавник вверх, притягивая его к поясу. Но так как место прикрепления m. adductor profundus (mesocoracoideum) отодвинуто каудально от всего прочего пояса, то этот мускул и может действовать двояко. При этом он покачивает кожные лучи концами вперед, а не подтягивает вверх, и ставит пластинку плавника вертикально и даже изогнуто задним краем (ставшим теперь верхним) вперед. Таким образом действие мышц, идущих от mesocoracoideum, состоит в повороте пластинки плавника вверх от краевого луча. А роль mesocoracoideum заключается в том, чтобы служить местом прикрепления мышц, поворачивающих горизонтально расположенный плавник вверх в вертикальное положение.

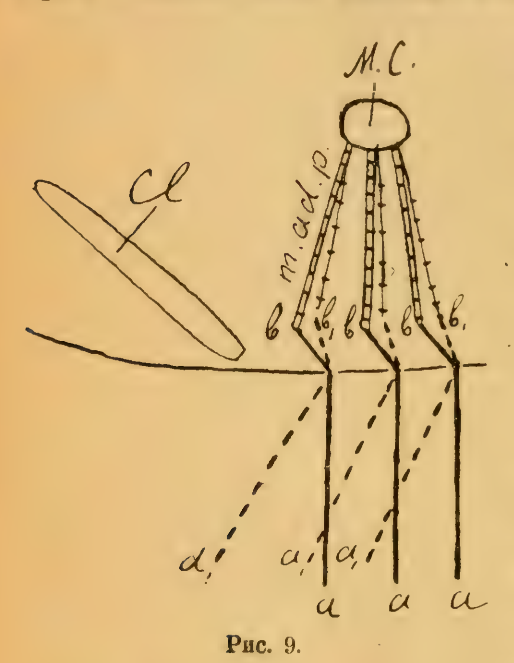


Рис. 9.

Как я выше попытался выяснить, наиболее выгоды получается в том случае, если это место начала мышц, поворачивающих таким образом плавник, будет лежать недалеко от места пересечения оси вращения отведенного от тела плавника с телом, т.-е. отступя от cleitrum в каудальном направлении [1]).

Мне кажется, что всеми этими соображениями функция mesocoracoideum объясняется вполне удовлетворительно, чем и выполняется поставленная в начале работы задача.

Если теперь представим себе, что у какой-нибудь формы рыб прекращается движение плавника вверх от краевого луча, то этим самым отпадает необходимость существования mesocoracoideum

[1]) Выше я принимал в схеме, что ось вращения отведенного от тела плавника проходит по краевому лучу, но так как движение плавника на самом деле гораздо сложнее, особенно, вследствие того, что основание плавника представляет широкий, мало подвижный первичный скелет, то надо точнее принимать, что ось вращения проходит вдоль плавника, несколько отступя внутрь от краевого луча.

и прикрепленных к нему мышц. После их исчезновения останутся m. adductor superficialis и нижние пучки m. adductor profundus, начинающиеся от coracoideum и radialia. С исчезновением mesocoracoideum прежде им покрытый m. adductor ossis marginalis открывается; теперь получается строение, существующее у Esox. Кроме того направление m. adductor superficialis у Esox почти горизонтальное, так что он не может поворачивать плавника вверх, а может только удерживать плавник в горизонтальном положении. Отсутствие дифференциации в вентролатеральной группе мышц объясняется выпадением вращения плавника около краевого луча вниз. То, что в дорзомедиальной группе мышц у Silurus и Salmo отсутствует дифференциация на два слоя, может быть объяснено более слабым вращением плавника вверх от краевого луча. К сожалению, все эти положения мне до сих пор не удалось проверить экспериментально вследствие невозможности достать живой материал в достаточном количестве.

Эволюция грудного плавника рыб.

Исходя из вышеописанных фактов, а также из строения и движения грудных плавников у селахий и ганоидных рыб, мы можем составить себе представление об эволюции грудного плавника рыб. Литературные данные по этому вопросу весьма немногочисленны. Все, касавшиеся этого вопроса, рассматривали его с точки зрения морфологии и гомологии частей скелета плавника. Собственно по затронутому мною вопросу определенные взгляды можно найти у Брауса в его работе «Muskeln und Nerven Ceratodusflosse» и в указанном выше предварительном сообщении Шмальгаузена, а также еще в работе Беллинга, хотя этот последний целиком следует взглядам Брауса. Взгляды этих авторов я изложу попутно с моими заключениями.

Грудной плавник селахий лежит в горизонтальной плоскости; его мускулатура, согласно описанию Брауса, состоит из двух мускулов, один из которых лежит дорзально, а другой вентрально от скелета плавника. Дифференциации на самостоятельные слои в них не замечено. Только в вентральном мускуле несколько обособлен пучок, идущий от пояса к латеральному (краниальному) краю скелета плавника, а в дорзальном мускуле пучки на медиальном крае, начинающиеся от metapterygium, идут под углом к пучкам, начинающимся от пояса. Плавник, по указанию Брауса

и Шмальгаузена, может совершать только легкое движение при балансировании, подъемах и опускании животного, отклоняясь медиальным краем от горизонтальной плоскости вверх и вниз. Указанный выше пучок может отводить плавник, подтягивая к тому же передний край несколько вверх. Вся роль плавника, главным образом, пассивная, планирующая.

У Chondrostei, которых Шмальгаузен и Браус считают в отношении грудного плавника дальнейшей стадией развития, грудной плавник лежит в горизонтальной плоскости. Главное отличие от грудного плавника селахий (на что указывает Браус) заключается в более сильном развитии, сравнительно с первичным хрящевым, наружного скелета, состоящего из костных лучей. Благодаря развитию кожных лучей плавник стал более подвижным и может расправляться и сдвигаться в горизонтальной плоскости (как это мы видели у Teleostei с mesocoracoideum). Мускулатура плавника, по Браусу, состоит из двух групп—дорзомедиальной и вентролатеральной. Плечевой пояс состоит из двух покровных костей и хрящевого первичного пояса. В этом последнем, согласно с мнением Гегенбаура, можно различить те же части, что и в поясе Teleostei с mesocoracoideum, т.-е. сочленовную пластинку, лежащую горизонтально (так наз. scapula), дорзальную часть, прилежащую одной стороной к cleitrum и прободенную широким каналом (эту дорзальную часть, собственно то, что лежит медиально от канала, надо считать гомологичной с mesocoracoideum) и, наконец, вентральную часть. Вентральную часть в противоположность Гегенбауру, считающему ее за посткоракоидный отросток, по-моему, можно гомологизировать с coracoideum.

При более детальном рассмотрении мускулатуры плавника найдем следующее. В вентролатеральной группе можно различить два мускула: один начинается от clavicula, coracoideum и первичного скелета конечности и прикрепляется к кожным лучам; другой начинается от clavicula и прикрепляется к латеральной поверхности сильно развитого краевого луча, это—m. abductor ossis marginalis. Первый мускул есть недифференцированный abductor. В дорзомедиальной группе имеется также два мускула: первый начинается от cleitrum, mesocoracoideum и первичного скелета свободной конечности и прикрепляется к кожным лучам; второй начинается на cleitrum, проходит под mesocoracoideum и прикрепляется к основанию краевого луча. Таким образом у Chondrostei мы не находим расщепления каждой группы мышц на два

слоя—поверхностный и глубокий. Их мускулатура очень близко напоминает мускулатуру Silurus.

Движения плавника, по моим наблюдениям, состоят в расправлении плавника в горизонтальной плоскости и в сравнительно слабых поворотах пластинки плавника вверх и вниз от краевого луча. Поэтому действие мышц грудного плавника Chondrostei не требует специального пояснения.

У Holostei, а именно у Lepidosteus, плечевой пояс состоит из cleitrum и хрящевой пластинки первичного пояса с mesocoracoideum, имеющей почти такое же строение, как у Teleostei. Плавник лежит в горизонтальной плоскости. Мускулатура, по моим исследованиям, мало отличается от таковой же Teleostei с mesocoracoideum. В вентролатеральной группе мы видим те же три мускула: m. abductor superficialis, m. abductor profundus и m. abductor ossis marginalis, и в том же положении. В дорзомедиальной группе m. adductor superficialis, начинающийся от cleitrum, и m. adductor profundus, начинающийся от mesocoracoideum, не разделены. M. adductor ossis marginalis, кроме порции, начинающейся от cleitrum и межкостной фасции и проходящей под mesocoracoideum, имеет еще волокна, начинающиеся от scapula и от cleitrum.

Мускулатура грудного плавника Amia, которая по строению пояса и положению плавника ближе всего подходит к Lepidosteus, описана Браусом. Браус, однако, вместо mesocoracoideum описывает на его месте перегородку, ограничивающую спереди углубление. В вентролатеральной группе Браус отмечает только присутствие m. abductor ossis marginalis, не описывая расположения прочих мышц. В дорзомедиальной группе он различает m. adductor superficialis, идущий от cleitrum наклонно вниз ко всем лучам, кроме латеральных. В m. adductor profundus Браус различает две порции. Одна начинается от cleitrum, переднего отростка coracoideum и межкостной фасции. Эта порция на своем пути покрывает вышеуказанную перегородку, находящуюся на месте mesocoracoideum. К этой же порции присоединяются волокна, отходящие от скелета свободной конечности, отступая от ее медиального края. Отходят ли волокна от самой вышеуказанной перегородки, Браус не говорит. Вторая порция начинается от заднего отростка coracoideum. Имеется также m. adductor ossis marginalis.

Такое строение скелета и мускулатуры должно представлять большой интерес в смысле перехода от рыб с mesocoracoideum к рыбам, его не имеющим. Это выражается в слиянии средней

части mesocoracoideum с пластинкой scapula и в передвижении начала m. adductor profundus с mesocoracoideum на cleitrum и coracoideum. Но так как Гегенбаур, на которого ссылается и сам Браус, описывает у Amia развитой mesocoracoideum, то я не нахожу возможным привлекать наблюдения Брауса для решения поставленных мною вопросов, проверить же эти факты самому мне не представлялось возможным за неимением материала. Отмечу только отодвигание начала мышц, начинающихся на скелете свободной конечности, от медиального края, что, как я скажу, стоит на пути от строения, наблюдаемого у рыб с mesocoracoideum, к строению у рыб без mesocoracoideum.

Движение грудных плавников у Holostei мне, к сожалению, не удалось наблюдать, но, судя по сходству положения плавника, строения скелета и мускулатуры с таковыми же у Teleostei, имеющих mesocoracoideum, надо думать, что движения плавников не должны много отличаться.

Теперь мы можем вкратце представить себе ход развития грудного плавника, начиная с селахий и кончая Cyprinidae. Общая тенденция этого процесса уже намечена Браусом и Шмальгаузеном.

Плавник лежит сперва горизонтально, мало подвижен и играет роль пассивную, планирующую. Постепенно он приобретает бо̀льшую активность и начинает играть роль рулей глубины и рулей при поворотах (Шмальгаузен). Этот процесс связан с развитием кожного скелета плавника в ущерб внутреннему—первичному (Браус). В связи с приобретением способности раздвигать плавник, отводя краевой луч (Браус), и вращать пластинку плавника вверх и вниз около краевого луча, дифференцируется мускулатура этого последнего. В связи же с указанной способностью вращать плавник вверх от краевого луча развивается mesocoracoideum как место прикрепления приводящих мышц, отодвинутое каудально. В дальнейшем, с развитием правящей функции плавников как рулей, как при более резких поворотах в стороны, так и при более крутых поворотах в глубину и вверх, пластинка плавника при поворотах все больше должна приближаться к вертикальной плоскости. В связи с этим обе группы мускулов дифференцируются на слои поверхностный и глубокий, которые играют роль в разные моменты поворота. Постепенную дифференциацию мы можем проследить, начиная с Silurus через Salmo к Cyprinidae. Особенно важную роль при этом играют пучки m. adductor pro-

fundus, начинающиеся от внутренней части пояса—от mesocoracoideum, который вследствие этого сохраняется.

Представим себе, что необходимость вращения плавника вверх от краевого луча утрачивается, тогда исчезнут и мышцы, начинающиеся от mesocoracoideum, и сам mesocoracoideum; получится строение, как мы уже выше говорили, свойственное Esox. Но кроме того мы видим, что вместо поворота плавника вниз вокруг краевого луча у Esox наблюдается просто опускание вниз всего плавника. Тогда дифференциация группы abductores исчезла, или может быть процесс этот начался у форм с еще недифференцированными слоями. Опускание плавников вниз, как мы видели, связано у близкой к Esox формы, у Umbra, с привычкой опираться плавниками на дно. Быть может, это опускание плавника вниз и причинно связано с такой привычкой. Это до известной степени подтверждается и другими фактами.

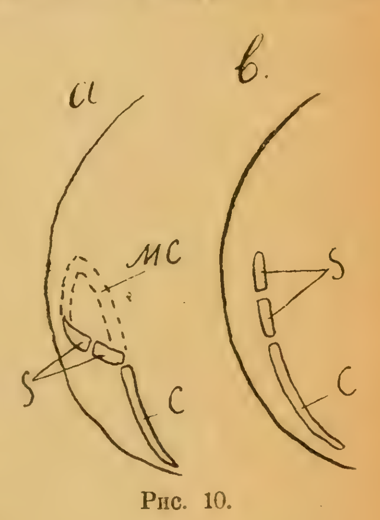


Рис. 10.

При опоре плавника на дно, а еще более при передвижении по дну при помощи этих плавников (нечто подобное такому движению я наблюдал у Centronotus) гораздо удобнее, если основание плавника будет перпендикулярно к оси тела, как у Umbra (рис. 8 E. b), а не наклонно, как у Esox (рис. 8 D. b). При повороте причленения плавника в указанное выше перпендикулярное положение к оси тела сочленовная пластинка пояса (scapula) из почти фронтального положения (рис. 10, a) должна повернуться в сагиттальную плоскость и весь плавник передвинуться дорзально (рис. 10, b). Получается состояние, которое является типичным для рыб без mesocoracoideum. Среди этих последних мы находим большое число форм чисто нектонных, а, как мы выше указали, положение их плавника хорошо объясняется развитием их из стадии донной.

Предположение, что нектонные формы среди Teleostei без mesocoracoideum прошли через стадию, опиравшуюся плавниками на дно, можно обосновать еще и следующими соображениями. При опоре опущенного плавника на дно большую роль играют

лучи наиболее вентральные, и у них в связи с этим дифференцируется особая мускулатура (как это мы видим у Trigla), а именно m. m. arrector inferior и coracoradialis; особенно этот последний развит наиболее сильно у форм донных (Gobius, Trigla, Scorpena, Centronotus, Zoarces). У нектонных форм он находится на разных стадиях редукции, как, напр., у Labrus его волокна не доходят до точки прикрепления.

Что касается m. arrector inferier, то возможно, что его развитие стоит в связи с началом нектонной жизни, на что как бы указывает его слабая дифференциация у донных форм, как, напр., у Centronotus или Scorpena.

Источником для образования m. arrector inferior могли послужить пучки m. adductor profundus, идущие, у рыб с mesocoracoideum, от radialia к лучам наклонно снутри кнаружи или, применяя это к вертикальному положению плавника, снизу вверх. Пучки эти отодвигались постепенно от края radiale (что мы видели у Amia) и становились параллельно лучам, как это мы видим у Anguilla. В дальнейшем их начало передвигается еще далее, и направление волокон становится обратным сверху вниз.

То обстоятельство, что вентральная мускулатура, в том числе и m. coracoradialis, отсутствует у таких донных форм, как Cottus, Uranoscopus, Myoxocephalus, становится понятным из положения их плавника. Грудной плавник этих форм лежит наклонно, почти горизонтально, но так, что вентральный край направлен краниально, а дорзальный каудально, и плавник касается дна не вентральными лучами, а концами всех лучей.

Таким образом мы можем себе представить, что от прямого пути развития, указанного выше, ответвилась группа рыб, приобретших привычку опираться грудными плавниками на дно, в связи с чем произошли изменения как в строении, так и в положении грудного плавника. Затем от этих донных форм развились формы чисто нектонные с вертикально стоящим грудным плавником, помещенным более дорзально, что давало плавнику преимущество как рулю при поворотах. Конечно, эти положения требуют более веских доказательств, но на мой взгляд довольно вероятны.

Объяснение рисунков.

Рис. 1. Вентролатеральная группа мышц грудного плавника Leuciscus idus. cl. — cleitrum, c. — coracoideum, m. ab. s. — musculus abductor superficialis, m. ab. p. — musculus abductor profundus.

Рис. 2. Вентролатеральная группа мышц грудного плавника Leuciscus idus по удалении m. abductor superficialis. cl.—cleitrum. c.—coracoideum. m. ab. p.—m. abductor profundus, m. ab. o. m.—m. abductor ossis marginalis.

Рис. 3. Дорзомедиальная группа мышц грудного плавника Leuciscus idus cl.—cleitrum, c.—coracoideum. m. c.—mesocoracoideum, m. ad. s.—musculus adductor superficialis, m. ad. p.—musculus adductor profundus. m. ad. c. m.—musculus adductor ossis marginalis.

Рис. 4. Дорзомедиальная группа мышц грудного плавника Leuciscus idus по удалении m. adductor superficialis. cl.—cleitrum, c.—coracoideum, m. c.—mesocoracoideum, m. ad. p.—musculus adductor profundus, m. ad. o. m.—musculus adductor ossis marginalis.

Рис. 5. Латеральная группа мышц грудного плавника Lucioperca lucioperca. cl.—cleitrum, m. ab. s.—musculus abductor superficialis, m. ab. p.—musculus abductor profundus, m. ab. o. m.—musculus abductor ossis marginalis.

Рис. 6. Медиальная группа мышц грудного плавника Lucioperca lucioperca. c.—cleitrum, m. ad. s.—musculus adductor superficialis, m. ad. p.—musculus adductor profundus, m. ad. o. m.—musculus adductor ossis marginalis.

Рис. 7. Медиальная группа мышц грудного плавника Lucioperka lucioperca по удалении musculus adductor superficialis и m. adductor profundus. c.—cleitrum, s.—scapula, c.—coracoideum, m. ad. o. m.—musculus adductor ossis marginalis. m. a. i.—musculis arrector inferior, m. c. r.—musculus coracoradialis.

Рис. 8. A. Схема движения грудного плавника Teleostei без mesocoracoideum. Вид снизу. a—исходное положение отведенного плавника, в—вторичные положения.

B. Схема движения грудного плавника Teleostei, обладающих mesocoracoideum. Вид снизу. a—плавник, приложенный к телу, b—отведенный.

C. Схема движения грудного плавника Teleostei, обладающих mesocoracoideum. Вид сбоку. Плавник лежит перпендикулярно к плоскости рисунка. O M—краевой луч, a—исходное положение отведенного плавника, b и c—вторичные положения, вверх и вниз от краевого луча.

D. Схема положения опущенных вниз плавников Esox. a—вид сбоку, b—вид снизу, на котором видно положение линии причленения плавника к телу.

E. Схема положения опущенных грудных плавников Umbra. a—вид спереди, b—вид снизу, на котором видно положение линии причленения плавника к телу.

Рис. 9. Схема действия musculus adductor profunohes; вид сверху. a—кожные лучи отведенного от тела плавника, b—внутренние отростки оснований лучей. a_1—положение лучей после сокращения, обозначено пунктиром. b_1—положение отростка лучей после сокращения, обозначено пунктиром.

Линии, соединяющие отростки лучей с mesocoracoideum, изображают пучки m. adductor profundus до и после сокращения. cl.—cleitrum. m. c.—mesocoracoideum. m. ad. p.—musculus abductor profundus.

Рис. 10. Схема различного положения scapula Teleostei. a—с mesocoracoideum и b—без mesocoracoideum s.—scapula, c.—coracoideum. m. c.—mesocoracoideum.

Ueber die funktion des Mesocoracoideum bei den knochenfischen.

W. Wasnetzoff.

(*Aus dem Institut der Vergleichenden Anatomie. Moskau*).

Die Aufgabe meiner Untersuchung besteht in der Aufklärung der Rolle des Mesocoracoideum. Wiebekannt, verbindet dieser Knochen die Scapula mit dem Coracoideum und ist nur bei den Malacopterygii und Ostaryophysi vorhanden; bei den übrigen Teleostei fehlt er. In der Litteratur ist diese Frage wenig erörtert. Thilo allein machte den Versuch die Frage der Bedeutung des Mesocoracoideum zu lösen. Er legte dem Mesocoracoideum die Bedeutung einer Bildung der gegliederten Oberfläche der Flosse mit stark entwickeltem Randstrahl bei (Siluridae); diese Erklärung fügt er den von ihm erforschten Siluridae bei. Pichlau erweitert diese Erklärung auf die Salmonidae und Cyprinidae.

Bei den mit einem Mesocoracoideum versehenen Fischen liegt die Platte der Brustflosse mehr oder weniger horizontal und ist der ventralen Fläche des Körpers genähert; bei Fischen ohne Mesocoracoideum liegt die Flosse mehr lateral, und die Flossenplatte ist vertikal gestellt. Die einzige Ausnahme bildet die Flosse von Esox lucius, welche eine horizontale Stellung hat. Eben diese Ausnahme gestattet nicht, das Mesocoracoideum als Stüzpunkt für die horizontale Lage des Flossenansatzes anzuerkennen. Das Mesocoracoideum ist die Anheftungs-Stelle der Flossen-Muskeln und darum habe ich die Muskulatur der Brustflosse einer ganzen Reihe von Vertretern der Knochenfische mit und ohne Mesocoracoideum untersucht.

Die Muskulatur der Brustflosse der mit einem Mesocoracoideum versehenen Fische ist schon ziemlich ausführlich und richtig von vielen Forschern beschrieben worden (Harrison, Pichlau, Jaquet, Brauch).

In dieser Muskulatur unterscheiden wir:

1. Eine ventro-laterale Gruppe mit zwei Muskel-Schichten (M. abductor superficialis und m. abductor profundus). Diese Muskeln beginnen am Cleitrum, Coracoideum und an dem ventralen Radiale und inseriren sich an der Basis der Knochenstrahlen. Ausserdem existiert ein spezieller Muskel des Randstrahles (M. abductor Ossis marginalis), welcher am Cleitrum beginnt (Abb.1, 2).

2. In der dorso-medialen Gruppen kann man ebenfalls zwei Schichten unterscheiden: a) M. adductor superficialis, welcher an der dorsalen Partie des Cleitrum beginnt und an den Knochenstrahlen nahe ihrer Basis und an der ventralen Radiale endet; b) eine tiefere Schicht (M. adductor profundus), welche vom Mesocoracoideum zur Basis der Strahlen verläuft. Ventral vom Mesocoracoid, vom Cleitrum und der Scapula läuft ein spezieller Adductor des Randstrahls (Adductor Ossis marginalis). Die Unterscheidung zwischen tieferen und oberflächlichen Schichten fehlt in beiden Muskelgruppen bei Silurus, in der medialen Gruppe bei Salmo (Abb 3, 4).

Die Muskulatur der Brustflosse von Fischen ohne Mesocoracoideum ist von Focht, Jung und Belling beschrieben. In dieser Muskulatur kann man ebenfalls eine laterale und eine mediale Gruppe unterscheiden, im Allgemeinen mit denselben Muskeln, wie bei den vorhergehenden Typus, mit dem Unterschied, dass in der lateralen Gruppe, der M. abductor profundus seinen Anfang nicht am Radiale hat. In der medialen Gruppe findet man ebenfalls die drei erwähnten Muskeln wieder, mit dem Unterschiede, dass der M. adductor profundus nicht am Mesocoracoideum, sondern am Coracoideum beginnt, und der M. adductor Ossis marginalis zuweilen wenig differenziert ist. In der ventralen Region der medialen Gruppe giebt es zwei Muskeln, welche nur von Belling beschrieben sind und nach seiner Angabe als spezielle Flossenmuskeln nur bei Trigla vorkommen. Ich habe dagegen diese Muskeln fast bei allen Vertretern von Fischen ohne Mesocoracoideum gefunden (Abb 5, 6).

Diese Muskeln sind: 1. der Musculus arrector inferior mihi, der an der hinteren und unteren Ecke der Scapula, nahe der Befestigungsstelle der dritten Radiale (von unten gerechnet), beginnt und an der Basis mehrerer (3—7) ventraler Knochenstrahlen endet (Fig. 7 m. A. i.); 2. Der Musculus coracoradialis, welcher am hinteren und unteren Fortsatz des Coracoideum beginnt und am ventralen Rande des ventralen Radiale sich inserirt (Fig. 7 m. cr.); diese letzter Muskel fehlt in einigen Fällen, oder ist teilweise reduziert. Bei anderen Formen fehlen manchmal beide genannte Muskeln.

Die Muskulatur von Esox ist nach dem Typus der Musktulatur der mit einem Mesocoracoideum versehenen Fische gebaut, mit dem einzigen Unterschied, dass der M. adducter profundus unmittelbar vom Coracoideum beginnt, da das Mesocoracoideum gänzlich fehlt.

Um die Funktion der Muskeln zu begreifen, habe ich eine Reihe von Beobachtungen über die Bewegung der Brustflosse an lebenden Fischen

in Aquarien gemacht. Im allgemeinen kann man wieder von diesem Standpunkte die Knochenfische in zwei Typen teilen, nämlich solche mit und ohne Mesocoracoideum. Beim ersten Typus liegt die Flossenplatte im Zustande der Ruhe mit zusammen-gefalteten Strahlen horizontal am Körper. Die erste Bewegung ist die Ablenkung des Randstrahls vom Körper, wobei sich die Flossenplatte in der horizontalen Fläche entfaltet (Abb. 8 B. b). Aus dieser Ausgangsstellung entstehen zwei andere, wobei in einem Falle die Flossenplatte sich um den Randstrahl, wie um eine Achse, aufwärts dreht (Abb.8 C.b.), und im anderen Falle, abwärts von demselben bewegt (Abb. 8 C.c.) Bei Esox ist die Entfaltung der Flosse in der horizontalen Fläche beobachtet, aber eine Drehung nach oben vom Randstrahl kommt nicht vor. Die Drehung nach unten vollzieht sich in der Weise, dass der Randstrahl sich ebenfalls in ventraler Richtung senkt (Abb. 8 D.a.).

Was die Fische ohne Mesocoracoideum und mit vertikal stehender Flosse anbetrifft, so ist bei denselben die Bewegung im Allgemeinen einfacher. Die gewöhnlichste Bewegung ist die in cranialer und caudaler Richtung sich vollziehende Bewegung der vertikal stehenden Flossen, aber in einigen Fällen wird diese Flosse schief gestellt, wobei der obere Rand nach vorne und der untere nach hinten gerichtet ist. (Abb. 8 A).

Bei der Erläuterung der Funktionen einzelner Muskeln der Fische mit einem Mesocoracoid sind die Muskeln der Medialgruppe besonders wichtig. In der Gruppe des Adductores kann der äussere Adductor dank seiner Lage, die Flossenplatte beugen, indem er den hinteren Rand derselben hebt, wobei die ganze Platte ebenfalls emporgehoben wird. Um aber der Flosse eine vertikale Lage zu geben (wobei die Flossenplatte *nach oben* vom Randstrahl liegt), ist es erforderlich, dass der Ort der Befestigung des Muskels erstens auf der Rotationsachse der Flosse läge und, zweitens, dass sie etwas nach innen und hinten vom Cleitrum gerückt sei: gerade an dieser Stelle wird der Mesocoracoid gebildet. Diese Drehung der Flosse nach oben vom Randstrahl beginnt durch die Contraction des Adductor superficialis und wird hauptsächlich vom M. adductor profundus vollzogen.

Die Wirkung des letzteren wird noch dadurch verstärkt, dass er sich an den Fortsätzen der Flossenstrahlen, welche einen Winkel mit der Axe derselben bilden, inserirt (Abb. 9). Diese Erwägungen erklären hinlänglich die Rolle des Mesocoracoideum als Ansatzpunkt des Muskels, welches die Flosse aus einer horizontalen in eine vertikale, nach oben vom Randstrahl gerichtete Lage, bewegt.

Wenn wir annehmen, dass diese Bewegung aus biologischen Gründen nicht mehr erforderlich wird, so verschwindet damit auch die Notwendigkeit der Existenz des Mesocoracoid; er wird dann reduziert und es würde ein solcher Bau des Skeletts und der Muskulatur, wie wir sie bei Esox finden, entstehen.

Für die eines Mesocoracoids entbehrenden sind die Ventralmuskeln der Medialseite der Flosse von Interesse.

Nur zwei ventrale Muskeln, der Arrector inferior und der Coracoradialis können die Flossen nur in ventraler Richtung (nach unten) entfalten. Aber diese ventralen Muskeln sind bei Formen, welche wie Gobius und Trigla Bodenfische sind, besonders stark entwickelt. Trigla benutzt ihre ventralen Strahlen zweifellos um am Boden zu kriechen. Ausserdem muss noch eine den Esociden nahe verwandte Form erwähnt werden; dass ist nämlich Umbra krameri, welche die Gewohnheit hat sich mit ihren gesenkten Brustflossen auf den Boden zu stützen (Abb. 8 E). Der Esox lucius ist, wie ich schon oben erwähnt habe, eine Uebergangsform und kann ebenfalls die ganze Flosse nach unten senken. Diese Tatsachen gestatten es mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Uebergangsstufe von Formen mit horizontaler Flosse, aber ohne Mesocoracoideum, zu Formen mit vertikal stehender Flosse, Grundfische waren. Sie krochen am Boden mittels ihrer Brustflossen, wozu die vertikale Lage mit perpendikulär zu Körperachse gestellter Flossenplatte, günstiger war. Bei dieser Drehung der Flosse kommt der Teil des Gürtels (Scapula) mit dem die Flosse articulirt, aus der frontalen Lage in die sagittale (Abb. 10).

Bei einer solchen Bewegung stützte sich die vertikal stehende Flosse mit ihren ventralen Strahlen auf den Boden, was zur Entwickelung einer speziellen ventralen Muskulatur führte. Die ventrale Muskulatur der recenten Fische würde also ein Ueberbleibsel des früheren Zustandes sein. Diese Annahme scheint sich durch die partielle Reduction dieser Muskulatur bei einigen Formen zu bestätigen. Spezialisirte Formen, wie Rhombus und Cottus, mit sekundär horizontalen Flossen Konnten die in Rede stehende Muskulatur entgültig verlieren.

Auf Grund meiner Arbeit komme ich somit zu folgenden Schlussfolgerungen:

1. Die Flossenbewegungen der ein Mesocoracoideum besitzenden Fische und solcher denen dasselbe fehlt sind wesentlich von einander verschieden.

Im ersten Falle kann die horizontal stehende Flossenplatte ihren Hinterrand nach oben und nach unten bis zur vertikalen Lage drehen.

Im zweiten Falle bewegt sich die ganze vertikalstehende Flossenplatte nach vorn und nach hinten, kann jedoch auch in eine mehr oder weniger horizontale Lage versetzt werden. Als ein Uebergangstypus stellt sich die Flosse von Esox lucius, welche eine horizontale Lage hat, sich jedoch nicht nach oben wendet, dar.

2. Das Mesocoracoideum ist der Ort, an dem diejenigen Muskeln sich ansetzen, mittels welcher die Flosse eine Drehung nach oben aus einer horizontaler in eine vertikale Lage erfährt.

3. In der Brustflosse derjenigen Fische, die kein Mesocoracoideum besitzen, lassen sich ausser der durch frühere Forschungen ermittelten Muskeln (nämlich zweier Schichten Adductoren, zweier Schichten Abductoren und zweier Muskeln des oberen Randstrahls) bei verschiedenen Vertretern fast aller Unterordnungen der erwähnten Teleostei noch spezielle Muskeln der ventralen Strahlen, nämlich der M. Arrector inferiro und der M. Coracoradialis nachweisen.

Die genannten Muskeln sind besonders stark bei den Bodenformen entwickelt und sind bei den Nektonformen mehr oder weniger reduziert, was auf den Gedanken führt, dass die Nektonformen von den Bodenformen abgeleitet werden müssen.

Литературный указатель.

1. B r a u s, H. Die Muskeln und Nerven Ceratodusflosse. Jenaische Denkschriften. Bd. IV. 1900.

2. B r u c h, C. Vergleichende Osteologie des Rheinlachses (S. sular). Mainz. 1861.

3. B e l l i n g, D. Der Bau der vorderen paarigen Extremitäten und des Schultergürtels der Trigla. Moskau, 1912.

4. G e g e n b a u r, K. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig, 1864.

5. H a r r i s o n, R. Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen des Teleostiers. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46. 1895.

6. J a q u e t, M. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis. Balletin de la Société de sciences de Bucarest-Romanie an VIII. 1899.

7. M e k e l, J. System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821.

8. O w e n, R. On the anatomie of vertebrates Fisches and Reptiles Vol. I. London, 1866.

9. P y c h l a u, W. Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleostier. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. 43. 1908.

10. S c h m a l h a u s e n, On the functions of the Fins of the Fish. Revue zoologique. Russe. T. I. livre 6—7. 1916.

11. T h i l o, O. Die Umbildungen in den Gliedmassen der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XXIV. 1896.

12. V o g t, C. u n d J u n g E. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II. 1889.

К строению головы у Scolopendrella vulgaris Hansen.

Э. Беккер.

С 10-ю рисунками и 2 таблицы.

(Из лаборатории Зоологического музея 1-го Московского Государственного Университета.)

В июле 1919 г. Вл. Вл. Алпатовым было собрано несколько экземпляров Scolopendrella, которые были мной определены как вид Scolopendrella vulgaris Hansen [1]). Находка Вл. Вл. Алпатова—первая находка Symphyla в Московской губ. В сентябре 1920 г. я нашел 1 экземпляр того же вида в Косине, на участке Косинской биологической станции, а в сентябре минувшего года я собрал 5 экземпляров того же вида в саду старого здания Московского университета. Все экземпляры, за исключением одного, оказались на различных стадиях анаморфоза, т.-е. имели менее 11 пар [2]) развитых ножек (от 7 до 9 пар), длина их колебалась от 1,2 мм. до 2,5 мм.

Излагать строение головы Scolopendrella я буду в связи с учением о сегментации головы у Arthropoda. В кратких словах, насколько это именно требуется содержанием моей работы, изложу сущность этого учения и именно на примере насекомых, с которыми, как полагаю, Scolopendrella находится в родственных отношениях, принадлежа к тому отряду Myriapoda-Symphyla, от которого произошли насекомые. Теория сегментации головы насекомого в том виде, который считается наиболее приемлемым, предполагает голову состоящей из 6 сегментов, дающих внешний

---

[1]) H. Hansen. The genera and species of the order Symphyla. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 47. N. S. 1904. p. 79.

[2]) Ножки 1-го туловищного сегмента у данного вида совсем рудиментарны, в виде ничтожного бугорка с волоском. См. рис. 6 р.

облик голове [1]). Согласно теории сегментации, эти 6 сегментов следовали друг за другом в передне-заднем направлении (направлении главной оси головы, ориентированной горизонтально), при чем все они, за исключением одного,—так называемого протоцеребрального сегмента или acron, имели парные конечности, из числа которых конечности 2-го сегмента, сегмента антеннального или дейтоцеребрального суть единственная пара антенн насекомых и многоножек (1-ая пара антенн Crustacea); конечности 3-го сегмента—тритоцеребрального или интеркалярного—у взрослых Hexapoda указаны лишь в одном случае (Campodea), и именно, в рудиментарном состоянии (им соответствует у ракообразных 2-я пара антенн); наконец, у трех последних сегментов головы конечности превращены в ротовые части, а именно, в жвалы—парный придаток 4-го протогнатального или мандибулярного сегмента, в максиллы 1-й пары—придаток 5-го дейтогнатального сегмента и в максиллы 2-й пары или нижнюю губу—придаток 6-го или тритогнатального сегмента. Последние три сегмента составляют gnathocephalon и иннервируются частями подглоточного узла; первые три сегмента составляют procephalon и получают свои периферические нервы от соответствующих отделов надглоточного узла, а именно, 1-й отдел надглоточного узла (protocerebron) снабжает сегмент acron периферическими нервами, 2-й отдел узла (deutocerebron) снабжает сегмент антенн и 3-й отдел—интеркалярный сегмент. Наружно образование головного отдела тела заключается в спайке наружных частей шести сегментов и обособлении этого отдела от туловища шейной перетяжкой; спайка ведет к образованию черепной капсулы (cranium), в образовании которой procephalon участвует почти полностью, а gnathocephalon своими спинными частями—тергитами. При этом участие сегментов в образовании поверхности cranium не одинаково: далеко преобладает участие acron, который простирается дорсально далеко назад, в результате чего 2-й и 3-й сегменты оказываются оттесненными на бока cranium; воссоединением расположенных по бокам cranium частей антеннального сегмента acron может быть разбит на 2 участка: на задний, несущий сложные глаза и парные глазки, и на передний, несущий верхнюю губу. Ограничи-

[1]) Тех первичных трех передних сегментов, которые, по представлению Janet, дают начало передней кишке (stomodaeum), я не касаюсь. Я лично полагаю, что в составе головы насекомого более шести сегментов; мои соображения будут изложены в последующей статье.

ваясь изложенным о теории сегментации, перехожу к описанию строения головы Scolopendrella vulgaris.

Так как Scolopendrella обладает прогнатизмом, т.-е. ротовым отверстием, направленным вперед, и горизонтальной продольной (главной) осью головы [1]), то естественное положение головы совпадает с ее морфологической ориентировкой. При рассматривании головы сверху она представляется овалом, слегка суживающимся вперед и оканчивающимся здесь широким притуплением; позади cranium обладает треугольной вырезкой, ограниченной с боков парой широких задних лопастей cranium (рис. 1 и 4, рис. 6 пунктир). Треугольная вырезка затянута почти до заднего обреза хитиновой перепонкой (рис. 4 t_5); этот треугольный участок хитина резко обособлен от расположенного за ним 1-го туловищного сегмента и разделен продольным сагиттальным утолщением на 2 склерита. Я считаю эту пару склеритов тергитом 5 сегмента головы; за исключением этого парного склерита и основания mandibulae (stipes mandibulae+соединительная перепонка рис. 1 stmd и plst) по бокам в средней трети, мы сверху видим только cranium головы; однако cranium не образует только верхней стенки головы: оно спускается также на боковые поверхности, а в задней трети головы заходит и на брюшную поверхность (рис. 6 и 10 al), образуя здесь, однако, только боковые края нижней поверхности головы. В общем, следовательно, cranium представлен овальным выпуклым щитом со спускающимися вниз округленными крыльями в задней трети; впереди эти крылья ограничены поперек идущим краем с утолщением хитина и бугорком для сочленения с мандибулой (рис. 1, 5 и 6 cap). Таким образом между боковым краем средней трети cranium и передним краем крыла получается выем, в котором помещается основание stipes мандибулы и перепонка p l s t, связующая верхний край stipes с краем крыла и краем средней трети cranium. Существующие работы по строению Scolopendrella не рассматривают строения cranium; между тем при внимательном изучении черепа мы находим любопытные особенности: он не представляет капсулы, вполне неподвижной в своих частях, а распадается на три несколько подвижных друг относительно друга части, друг за другом расположенных; границы этих

---

[1]) Главную ось головы я провожу от середины свободного края labrum к вершине затылочного выреза.

трех частей черепа не случайны, а совпадают с границами определенных отделов головной капсулы.

Между отмеченным в задней выемке черепа парным склеритом и краем выемки имеется парная складка толстого хитина, от вершины выемки отходящая косо назад и в сторону вдоль внутреннего края задних лопастей черепа (рис. 1 dphr); складка направлена своим гребнем внутрь головы; ее наличность отмечена Ганзеном; он принимает эту складку за местное утолщение хитина и определяет ее как «two short rods converging to the posterior end of the central rod» [1]); эти «rods» он считает задней границей головы, с чем, однако, согласиться нельзя, так как «шейная» перетяжка фактически лежит позади парного затылочного склерита выемки [2]). Указанная парная складка утолщенного хитина доходит до вершины небольшого выступа (рис. 1 ang) на загнутом вниз крае задних лопастей черепа; этот выступ напоминает парный отросток затылочной диафрагмы у Diplopoda (рис. 7 z_2) [3]); парная складка с отростками соответствует cyclophragma (Verhoeff) у Diplopoda; она сужает просвет foramen occipitale, обособляя его верхний отдел так же, как cyclophragma у Dyplopoda. У вершины затылочной выемки косые затылочные складки, сходясь, продолжаются в продольную складку «crm», которая доходит до уровня антенн и здесь вновь образует пару поперечно направленных ветвей «rm»; эта передняя парная складка оканчивается над антеннальной ямкой; при этом края складки расходятся, один вперед, другой назад, ограничивая с медиальной стороны валик, защищающий антеннальную ямку сверху, «vsa». Там, где обе затылочных складки сходятся с сагиттальной, дно складок образует цилиндрический, полый, направленный вниз и назад эндоскелетный вырост (рис. 1 и 6 pr. end.), служащий для прикрепления мышц антенн и таким образом частично заменяющий tentorium, у сколопендреллы отсутствующий. Сагиттальная складка соответствует crista metopica насекомых и Diplopoda. Приблизительно на половине своей длины, на уровне проксимального сочленения stipes мандибулы, crista metopica прервана (рис. 1 и 2). В образовании всех описанных складок участвует лишь нижний слой хитина—derma (ectostracum Huxley), наружный же слой—epidermis (epiostracum Huxley)—

---

[1]) Hansen, op. cit. p. 24.

[2]) «Rods» по положению соответствуют задней границе головы Diplopoda.

[3]) Cp. Verhoeff: Die Diplopoden Deutschlands. 1911. Lief. 2. Abb. 131 Z_{II}.

образует лишь края бороздок, расположенных над складками; в месте перерыва crista эпидермис образует род сочленения; от перерыва в стороны отходит по шву, который направляется сначала строго поперечно, а затем, загнув, направляется наискось вперед и в сторону, к антеннальной ямке (рис. 1, sut. l., рис. 2): не дойдя до нее, шов соединяется с медиальным краем валика над антеннальной ямкой. Значение перерыва crista ясно: он позволяет черепу сгибаться в данном месте. Перерыв crista совпадает с границей двух отделов надглоточного узла, именно proto- и deutocerebrum, и с поперечником, на котором расположены проксимальные сочленения stipites мандибулы; по положению, этому перерыву и отходящим от него в стороны швам соответствуют две передних ветви crista metopica Julidae (концы ветвей у Julidae направлены в сторону сочленения cardo со stipes mandibulae); задний поперечный шов, передняя половина metopica и передняя ветвь ее с краем надантеннального валика ограничивают со всех сторон склерит, который по положению должен быть назван мезофронтальным (рис. 1 и 2 frm). Berlese различает у насекомых двоякого значения передний развилок metopica: в одном случае ветви развилка отделяют места причленения антенн (basis antennae) от впереди лежащего участка черепа (sutura praefrontoantennalis), в другом случае ветви обходят basis antennae сзади (sutura antennopostfrontalis) [1]); первому случаю соответствуют передние ветви metopica у сколопендреллы; второму случаю соответствует косой шов, отходящий от середины metopica с тем лишь уклонением, что он не охватывает антеннальной ямки сзади. По мнению Berlese, мы обыкновенно находим или тот или другой шов, у Diptera же и у Hymenoptera имеется одновременно и тот и другой; в этих случаях оба шва ограничивают спереди и сзади склерит, на котором сидит антенна [2]). Этот парный склерит Berlese принимает за тергит антеннального сегмента. Допуская правильность мнения Berlese в отношении Diptera и Hymenoptera, я не считаю возможным приписывать склеритам, названным мной mesofrontalia, значение тергитов антеннального сегмента: то, что все мышцы антенн отходят от среднего затылочного отроста в задней области черепной капсулы, доказывает, что тергит антеннального сегмента сохра-

---

[1]) Berlese. Gli Insetti. 1909, p. 82.
[2]) l. cit. Fig. 42.

няет свое первоначальное положение позади acron: mesofrontalia, повидимому, составляют часть acron.

Впереди антенальной ямки лежат оба характерных отдела передней области cranium, а именно, labrum и clypeus; по краям граница двух отделов намечена выемкой (рис. 1, 2, 3 и 4); выемкой же намечена задняя граница clypeus; эта задняя выемка находится под передней частью антенальной ямки и всего лучше видна при положении головы в профиль (рис. 2 lbrg). Верхняя губа (рис. 1 и 2 lbr) несет впереди мощное утолщение, часто ясно обособленное полукруговым желобком сзади от clypeus, а по сторонам от боковой части labrum; это утолщение «ung», повидимому, служит сколопендрелле рылом; оно несет по выемке на верхнем и нижнем краю своем; «ноготок» обладает рессорным аппаратом, который расположен на боковых поверхностях labrum и clypeus, представляя утолщение наружного хитина; этот аппарат простирается до задней границы clypeus, намечая и эту границу. Непосредственно в ноготок упирается короткое хитиновое утолщение, направленное назад (рис. 2), но за пределы labrum не выходящее; над incisura labroclypealis это утолщение упирается спереди в хитиновый узелок; сзади в последний упирается прямой тонкий стерженек «b cl», который расположен параллельно краю clypeus и тянется от передней до задней его границы. Здесь, у переднего края антенальной ямки, к нему примыкает другой, столь же тонкий хитиновый стерженек, направляющийся в общем косо вверх и вперед и доходящий до сагиттальной линии на верхней поверхности черепа; в задней своей части у антенальной ямки косой стерженек «prfcl» образует изгиб, конец которого упирается в небольшой бугорок продольного стерженька «b cl»; вершинка изгиба косого стерженька служит сочленовным бугорком для сочленения с ямкой на переднем конце валика над антенной (рис. 2); так как нижний конец косого стерженька лежит над выемкой, обозначающей заднюю границу clypeus, то стерженек я считаю границей clypeus и позади него лежащей части черепа, которая соответствует praefrons насекомых, согласно обозначения Berlese (рис. 2 prf). Все описанные части рессорного аппарата своим строением и сочленением с надантенальным валиком указывают на подвижность передней части черепа относительно средней. Как известно, labrum и clypeus отличаются от остального cranium тем, что замкнуты и снизу, при этом на нижней стенке labrum сосредоточивается то, что известно под названием epipharynx'а; epipharynx у сколопендреллы

представлен двумя выступами, расположенными друг за другом по средней линии позади выемки верхней губы (рис. 3 epf); выступы обладают формой трапеций и своими короткими основаниями примыкают друг к другу, длинные же основания расположены—одно у средней выемки верхней губы, другое на поперечнике, соединяющем обе incisurae labroclypeales; заднее основание несет парный, несколько косо поставленный валик, несущий на своей поверхности зубчики (рис. 3 vd). Впереди epipharynx'а, по сторонам средней выемки, край labrum несет хитиновые выросты в виде плоских зубов с приостренным концом (рис. 3 d), сидящих отвесно в числе двух пар; кроме того имеется 4 парных бугорка, направленных назад; все эти выросты, в том числе и валики, повидимому, служат для удержания добычи. Позади epipharynx'а, уже в области нижней стенки clypeus, мы находим углубление «f» в виде свода, прикрывающее вход в глотку, расположенный непосредственно сзади «or ph»; на своде имеется складка в виде W, вершинами обращенная вперед; этой складке противополагается нижний край отверстия глотки, явно при акте глотания прикладывающийся к складке свода; для этого акта специально предназначена широкая поперечная мышца «mtph», снизу подхватывающая глотку и прикрепляющаяся по ту и другую сторону глотки к задним концам дуг из несколько более толстого хитина, образующим края нижней стенки labrum и clypeus; эта широкая поперечная мышца состоит из целого ряда парных тяжей, соединенных по средней линии сагиттальной сухожильной пластинкой, повидимому, приросшей к нижней стенке глотки. Свод впереди глоточного отверстия, повидимому, служит собственно ротовой полостью, где происходит измельчение пищи, так как именно здесь помещается внутренний, снабженный зубцами, край премандибулы; для расширения полости свода имеются две группы мышц, punctum mobile которых находится на боковых частях свода, а punctum fixum на praefrons. По сторонам свода, у края clypeus, имеется по углублению «fcl», с наружной стороны опоясанному складкой «plf», направленной загнутым свободным краем к средней линии; в это углубление вдается округлый сочленовной бугорок «pr pr» на верхней поверхности praemandibula. Таким образом эта широкая ямка на нижней поверхности clypeus служит сочленовной ямкой, допускающей, однако, некоторые перемещения сочленовного бугорка, а следовательно, и определенный размах премандибулы при измельчении пищи (ось вращения премандибулы на сочленении ее со

stipes mandibulae); работа abductor'a praemandibulae «mab» ограничивается упором сочленовного бугорка в выступающий наружный край ямки. Я отмечу, что до сего времени сочленение между praemandibula и clyeus считалось особенностью насекомых и именно Pterygota; указанный род свободного сочленения у Scolopendrella является подготовительной ступенью к тому, что мы встречаем у насекомых. Та ямка, в которой сидит основание антенны, служит частью антеннального—2-го сегмента головы; в начале развития внешних органов антенна, а следовательно, и та поверхность, на которой сидит антенна, расположены на брюшной поверхности; следовательно, основание усика в данном случае, имеющее форму ямки, резко обособленной с медиальной стороны и полого спускающейся в сторону к краю cranium, может быть сочтено за стернит антеннального сегмента. С медиальной стороны basis antennae ограничено надусиковым валиком, спереди им же и задней границей clypeus; с наружной стороны основание антенны простирается до края cranium, соединенного со stipes mandibulae перепонкой, и только позади ямки нет ничего, в чем можно было бы предполагать границу сегмента. Позади усиковой ямки можно было бы предположительно выделить вдоль края cranium и далее по дугообразной линии к корню среднего затылочного отростка полоску как звено между basis antennae и другой частью, явно также принадлежащей 2-му головному сегменту, именно непарным затылочным отростком; этот затылочный отросток доказывает свою принадлежность сегменту антенн, служа местом прикрепления всех мышц антенны (рис. 4 ma). Отхождение антеннальных мышц определяет антеннальный сегмент как сегмент, следующий за acron, а затылочный отросток как часть тергита антеннального сегмента: тергиты грудных сегментов у насекомых несут punctum fixum мышц, движущих ножками; мышцы антенн ввиду расстояния антенн от затылочного отростка отличаются необычайной длиной. Мы видим, следовательно, у сколопендреллы примитивные условия по сравнению с тем, что находим у Diplopoda и Hexapoda, где мышцы антенн прикрепляются к tentorium, которое к тергитам не имеет отношения; это заставляет нас предположить, что мышцы антенн у сколопендреллы и Hexapoda не идентичны, что получает почву в следующем наблюдении: мышцы антенн у сколопендреллы имеют свое puctum mobile на краях 2-го членика антенн «art_2», а не основного, как это наблюдается у насекомых. Число члеников на антенне достигает 19, увеличиваясь с возрастом; основной членик «art_1»

резко отличается от прочих своим простым строением: он короток, с равномерным хитиновым покровом без утолщений и без колец волосков; прочие членики устроены в общем одинаково; каждый членик имеет грушевидную форму с расширением в дистальной части членика; всего уже основание членика, вместе с тем и хитин здесь толще; мощность хитина постепенно уменьшается приблизительно до дистальной трети членика; на границе дистальной трети членика хитин образует внутреннее кольцевое утолщение; по ту сторону этого утолщения хитин становится сразу тонким, благодаря чему дистальная треть данного членика вместе с суженным основанием следующего может вкладываться внутрь основных $^2/_3$ его, при чем членик получает бокаловидную форму; такое вкладывание члеников друг в друга обусловливается уменьшением давления крови в усике и влечет за собой укорочение усика слишком вдвое.

Позади усиковой ямки под задней оконечностью надантеннального валика мы находим наружное образование постантеннального органа, именно той примитивной формы, которая была мной описана для Schoettella sensilibis Schoett среди Collembola [10], а именно, в виде слабо выпуклого дисковидного возвышения (рис. 1, 2 и 4 ора), края которого поддерживаются внутренним кольцевидным утолщением. Wood Mason [11], отмечая зернистость поверхности диска, считает эту зернистость выражением пористости хитина «optical expression of the ends of fine canals», основываясь на том, что если спиртовые экземпляры поместить в гематоксилин, органы наполняются краской, что якобы доказывает сообщение их с наружной средой; автор допускает, что это могут быть железы, стигмы или глаза. Haase [12] не считает их глазами, допуская «аналогию» их со своеобразными органами Collembola и гломерид; он указывает на то, что авторы ошибочно приписывают этому образованию пигментацию. Haase находит у органа небольшое отверстие, которое ведет в углубление, наполненное содержащим воздух жировым телом; в проходящем свете орган кажется черной точкой, в отраженном—белоснежной. Более точные данные

---

[10]) Becker. Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen. Zeitchr. wiss. Zool. Bd. XCIV. H. 3.

[11]) Wood Mason. Notes on the Structure etc. of Scolopendrella. Annals and Magazine Nat. Hist. vol. 12 S. V. № 67. 1883. p. 56.

[12]) Haase. Schlesiens Symphylen und Pauropoden. Zeitschr. für Entomol. N. F. H. X. 1885. S. 5.

о строении органа дает Grassi [13]): он указывает на то, что у живого животного этот орган лишен пигмента, у животного, только что умершего, погруженного в какую-либо жидкость, черный цвет органа зависит от пузырьков воздуха; орган, по его мнению, шаровиден и состоит из капсулы с зернистым содержимым, которое, однако, не заполняет всей капсулы, а оставляет в дистальной части свободное шаровидное пространство, которое сообщается с наружной средой круглым отверстием в капсуле; под проксимальной частью органа он находит клетки, которые, как он считает вероятным, посылают отростки в капсулу; эти клетки в основании органа связаны с лопастевидным отростком (propagine) надглоточного узла; отросток отходит от переднебоковой части узла. Автор затрудняется высказать мнение о значении органа, но склоняется к тому, что это рудиментарные глаза; он полагает, что этот орган вместе с тем соответствует височной ямке Diplopoda. Мои наблюдения подтверждают то, что Grassi сообщает об иннервации органа. Grassi поясняет текст рисунком 4 табл. II: на рисунке показано отхождение лопастцы сбоку узла от границы protocerebrum и deutocerebrum. Это вполне соответствует тому, что я нашел для постантеннального органа Collembola: у Collembola нервы постантеннального органа отходят от скопления ганглиозных клеток на границе proto- и deutocerebrum; то же я нахожу и у Scolopendrella (рис. 4 cg); лопастца «l bl», отходящая к органу, образует позади него скопление нервных клеток; самый орган лежит на уровне передней части deutocerebrum. Иннервация постантеннального органа (это название, до сего времени применявшееся только к органу Collembola, должно быть предпочтено как более целесообразное наименованиям органа у Myriapoda—орган Темешвари, орган Лейдига и височный орган) у взрослых Chilopoda и Diplopoda, а также на ранних стадиях развития у них же, говорит в пользу принадлежности его acron [14]). Следует, однако, отметить, что во всех тех случаях, когда орган находится в непосредственной близости от deutocerebrum или промежуточного скопления ганглиозных клеток «cg», надглоточный узел не отсылает нерва, а дает лопастцу (примеры Hydropodura, Hypogastrura, Scolopendrella), во всех же тех случаях, где орган

---

[13]) Grassi. Morfologia delle Scolopendrella. 1886, p. 6.

[14]) Heymons. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. 1901. S. 119.
Hennings: Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.

отодвинут к глазу, следовательно, к protocerebrum, имеется специальный значительной длины нерв; эта особенность говорит как будто в пользу принадлежности органа deutocerebrum.

Что касается надглоточного узла, Grassi (рис. 4) изображает его форму совершенно неправильно: на его рис. 4 табл. II надглоточный узел обладает обычной формой; в действительности же узел необычайно вытянут в переднезаднем направлении (рис. 4 pc, dc); такая вытянутость надглоточного узла вполне соответствует удлиненности головы Scolopendrella; задний конец protocerebrum «pc» образует узкую лопастцу ганглиозных клеток под основанием затылочного отростка; lobi protocerebrales не образуют выдающихся в стороны округлых лопастей.

Wood Mason [15]) упоминает в своей работе о том, что Menge [16]) описывает между антенной и постантенпальным органом круглые черные глаза, но что автору самому не удалось их видеть; он строит предположение, что это пятно идентично с постантенпальным органом (?). Однако между постантенпальным органом и антенной действительно есть еще третий орган, и любопытно, что со времени Menge никто не замечал его. Первым автором, видевшим и описавшим трахейную систему у Scolopendrella, считается Haase [17]); он точно первый описал ее, но до него трахейную систему в голове Scolopendrella видел Wood Mason [18]). Haase указывает, что стигма трахеи у Scolopendrella находится на нижней поверхности головы под основанием антенны и направлена в сторону; рис. 1 и 2 в работе Haase не согласуется с текстом, так как, судя по рисунку, стигма лежит позади антенны; определить по рисунку точно положение стигмы относительно наружных частей головы невозможно, так как Haase изображает только контур головы, основание антенн и трахейную систему. Haase несомненно ошибается, определяя положение стигмы на нижней стороне головы под антеннами, как ошибается и Grassi, введенный в заблуждение Haase; так как под антеннами на нижней стороне головы расположен дистальный конец stipes mandibulae и praemandibula, то естественно, что Grassi на последней искал стигму; Grassi ее и изображает,

---

15) Op. cit. p. 56.

16) Menge. Myriopoden der Umgegend von Danzig. Neueste Schriften naturf. Ges. Danzig. H. 4. 1851. (достать этой работы мне не удалось).

17) Haase. Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. 1883. Schneiders Zoolog. Beiträge. № 129.

18) Op. cit. p. 61.

принимая, однако, за стигму отросток praemandibulae для сочленения с clypeus [19]). Упомянутые рисунки в работе Haase гораздо ближе к истине, чем текст: на рисунках он изображает взамен стигмы постантеннальный орган, в действительности же стигма лежит непосредственно впереди постантеннального органа на его краю: у мелких особей она имеет вид поры, обнесенной валиком (рис. 1 и 2 stg), у особей же более крупных стигма вытянута поперек (рис. 4 stg). Теперь можно объяснить все недоразумения с постантеннальным органом и «круглые черные глаза» Menge: глаза Menge, это—истинные стигмы с пузырьком воздуха; постантеннальный орган казался черным и принимался за глаз именно потому, что под наружным образованием органа пробегает к стигме главный ствол трахеи, при чем за пигмент принимался опять-таки пузырек воздуха в трахее; полая в дистальной части капсула Grassi—просвет трахеи; возможно, что «отверстие капсулы» Grassi и «отверстие в углубление, наполненное содержащим воздух жировым телом» Haase соответствует стигме. Орган этот я считаю органом слуха по причинам, изложенным в моей работе [20]).

Как уже указано выше, лишь передний отдел головы обладает нижней стенкой, участвующей в построении черепа, средний же и задний отдел не прикрыты снизу, и боковые части cranium, загибаясь по сторонам книзу, кончаются свободно краями крыльев черепа, не соединяясь поперечным мостиком на нижней поверхности головы и не обособляя затылочного отверстия (fenestra occipitalis Verhoeff [21]) от ротового окна (fenestra oralis Verhoeff), по краям которого сидят ротовые части. Таким образом череп Scolopendrella относится к категории с postcranium apertum Verhoeff в отличие от высших Hexapoda с postcranium clausum. Большая часть нижней стенки головы Scolopendrella образована основными отделами конечностей gnathocephalon, приросшими к нижней поверхности и сросшимися друг с другом. Как известно, конечности gnathocephalon у взрослых насекомых расположены не друг за другом, а рядом, при чем конечности 4-го сегмента, жвалы, сидят снаружи, далее в медиальном направлении следует 1-ая пара максилл, и по средней линии расположена 2-ая пара максилл. Основные отделы конечностей представляют незамкнутые цилиндры

---

[19]) Op. cit. Tav. II. Fig. 2 st.

[20]) Becker, op. cit.

[21]) Verhoeff. Ueber vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten. Nova Acta Abh. K. Deutsch. Akad. der Naturf. Bd. LXXXIV. № 1. 1904.

с перерывом части боковой поверхности, при чем краями эти полуцилиндры связаны с соседними полуцилиндрами; то же самое мы находим и у Scolopendrella: лишь дистальные части ротовых частей, как и у насекомых, образуют полные цилиндры: praemandibula, galea и lacinia maxillae 1 paris и дистальная треть palpifer maxillae 2 paris. Еще Menge указал на то, что жвалы (mandibulae) сколопендреллы состоят из двух члеников; проксимальный членик был им назван stipes. Stipes mandibulae имеет форму четырехгранной призмы с почти квадратным основанием, призмы слегка изогнутой; одно основание образует впадину для сочленения с бугорком (рис. 5 fb и cap), сидящим на переднем крае крыла cranium; этот передний край поддержан полоской утолщенного хитина. Дистальное основание stipes также образует впадину (рис. 10 f d) для сочленения с praemandibula (рис. 5 pmd); под этой сочленовной ямкой stipes несет небольшой вырост для подпирания praemandibula. Наружная грань stipes состоит из толстого хитина, края которого утолщены в особую рамку (рис. 5, 6 и 10 stmd); эта утолщенная рамка продолжается в верхнюю и нижнюю грань stipes, при чем грань, обращенная вверх, слегка расширена к дистальному концу stipes (рис. 1); четвертая грань, обращенная внутрь, не несет стенки, и здесь полость stipes сообщается с полостью головы; медиальный край верхней грани соединяется мягкой хитиновой перепонкой с краем cranium, а впереди, у задней границы clypeus—с нёбом; в задней своей половине эта соединительная перепонка образует припухлую щеку (рис. 1 и 6 pl st), которая заполняет входящий угол между краем средней части cranium и передним краем крыла его. Медиальный край нижней грани stipes жвала соединен перепонкой с дистальной половиной stipes челюсти (maxilla 1 paris).

Praemandibula (рис. 1, 4 и 5 pmd) имеет форму трапеции, длинное основание которой смотрит в сторону и вперед, короткое основание обращено к глотке, одна из непараллельных сторон опирается на дистальный конец stipes, образуя снаружи сочленовный бугорок для впадины stipes, а другая непараллельная сторона образует зазубренный край и обращена к средней линии; этот зазубренный край разделен неглубокой вырезкой на две лопасти: дистальную с 4 зубцами и проксимальную, на которой, кроме 4 зубцов, намечается в основании еще от 1 до 3 небольших зазубрин. Сбоку от вырезки сидит остроконечный вырост у описываемого вида простого строения, но у Scutigerella immaculata Newp, судя по описанию Hansen'a, представляющий пластинку,

сложно зазубренную [22]). Вблизи бугорка для сочленения со stipes на верхней поверхности praemandibulae имеется другой, резко выдающийся, с округлым очертанием и плоской вершиной, бугорок (рис. 5 pr pr.), который Grassi принят за стигму; Hansen отмечает его наличность, но отказывается понять его назначение [23]); этот бугорок служит для соединения praemandibula с боковой ямкой на нижней поверхности clypeus (рис. 4 pr pr); благодаря помещению этого бугорка в боковой ямке эффект сокращения отводящей премандибулу мышцы (рис. 4 mab) ограничивается не только упором praemandibula в сочленовное углубление stipes, но и упором бугорка на верхней поверхности в выступающий наружный край ямки clypeus. Таким образом у сколопендреллы praemandibula вступает в соединение с clypeus; это соединение у насекомых развивается в переднее сочленение мандибулы. Сравнение мандибулы Scolopendrella с мандибулой Diplopoda обнаруживает черту сходства между ними, не встречаемую у других Antennata: «mandibula» обладает членистостью, при чем у Scolopendrella она двучлениста, у Diplopoda 2—3 členиста. Можно задаться двумя вопросами: 1) каким типичным частям сегмента и его конечности гомологичны данные членики и 2) если части мандибулы сколопендреллы гомологичны частям мандибулы Diplopoda и Hexapoda, то каким именно. Verhoeff [24]) доказал, что в тех случаях, когда mandibula Diplopoda состоит из двух члеников, проксимальный является результатом неполного или полного срастания первоначальных двух; эти два первоначальных основных членика известны у авторов под названием cardo и stipes мандибулы; из них cardo лежит проксимально непосредственно впереди бокового отростка затылка (рис. 6 z_2), служащего для сочленения с gula «gu» гнатохилария; у Julidae cardo «c» лежит под боковым краем задней трети cranium; поперечным передним краем своим cardo соединен подвижно с задним краем stipes «stmd», лежащим под средней частью cranium, следовательно, под incisura lateralis «il» и основанием усиков; как cardo, так и stipes верхним краем соединены перепонкой с краем cranium; и cardo и stipes слабо выпуклые пластинки [25]). Сравнение того, что мы находим у Diplopoda и Scolopendrella, приводит к заключению, что stipes Diplopoda по поло-

[22]) Op. cit. Pl. I. Fig. 1 b и 1 c.
[23]) Op. cit. p. 18.
[24]) Diplop. Deutschl. S. 184, 196.
[25]) Verhoeff. op. cit. Abb. XXVII и 158.

женпю соответствует stipes Scolopendrella, cardo же Diplopoda соответствует крылу cranium сколопендреллы, наконец, praemandibula Diplopoda (-«mandibula» Verhoeff) соответствует praemandibula сколопендреллы, cardo у нее слился с cranium без сохранения границы. Прежде чем обосновать глубже намеченную гомологию строением и областью прикрепления жевательных мышц жвала, я включу в сравнение и Hexapoda pterygota, ограничиваясь при этом конкретным примером таракана (Stylopyga orientalis). Известно, что позади причленения жвалы таракана между нею и линией прикрепления tentorium (рис. 8 tent.) существует склерит, называемый mandibulare basale (pezzo basale Berlese [26]), trochantinus Comstock [27]); позади [28]) этого склерита под frons лежит область, называемая старыми авторами gena [29]); сверху она ограничена швом «ss», идущим от основания clypeus и места прикрепления tentorium назад к переднему краю глаза, при чем на продолжении шва лежит складка сложного глаза [30]); снизу gena отграничена швом, отделяющим ее от postgena Comstock «pstg» («postgena» Comstock-«gena» Verhoeff для Orthoptera); этот шов от нижнего (заднего) сочленения мандибулы пробегает параллельно верхнему шву до вертикали переднего края глаза, а под глазом описывает дугу, выпуклостью обращенную вниз и доходящую до задней границы глаза «si»; таким образом gena оказывается склеритом, очерченным со всех сторон; Berlese [31]) считает мандибулу Pterygota гомологом praemandibula Apterygota; «pezzo basale» он считает гомологом stipes, cardo же им предполагается исчезнувшим или слившимся с cranium. С правильностью первого я вполне согласен, что же касается «pezzo basale», то ему, полагаю я, следует уделить более скромное значение; за гомолог stipes мандибулы Diplopoda, Symphyla и Apterygota я считаю переднюю половину gena таракана+mandibulare basale, за cardo ту часть gena, которая расположена под глазом; обосновать это можно как положением и очертанием gena, так и мускулатурой жвал. В самом деле передняя часть gena+mandibulare basale у таракана занимает то же положение, как и stipes сколопендреллы, и имеет те же очер-

---

26) Op. cit. p. 127.

27) Comstock and Kochi. The skeleton of the head of insects, p. 16.

28) я ориентирую голову продольной осью горизонтально.

29) Verhoeff названием gena определяет иные части черепа.

30) Berlese. Op. cit. Fig. 28 и 43.

31) Op. cit. p. 126 и след.

тания (рис. 8 r stm); под глазом gena образует расширение «r c d m», которое соответствует крылу cranium у сколопендреллы. Мускулатура мандибулы у Diplopoda состоит из центрально в голове расположенного сухожилия, от которого лучисто к обеим премандибулам, stipites, cardines и затылочной области cranium отходят 4 пары мощных мышечных тяжей [32]). Раздвоением этой сложной системы, разделением ее на две по сагиттальной линии мы получим то, что находим у сколопендреллы, у которой от затылка, внутренней поверхности крыла (предполагаемого cardo) и от корня stipes (рис. 4 mad) отходит веерообразная мышца, продолжающаяся в сухожилие премандибулы; у сколопендреллы утрачена, таким образом, значительная часть мышцы, прикрепляющейся к stipes. У таракана та же приводящая мышца премандибулы отходит одной группой тяжей от затылочной части cranium, другой группой—от gena под глазом; то данное, что у таракана мышцы отходят от предполагаемого приросшего cardo, подтверждает мое предположение; то, что мышца не прикрепляется к передней части gena, объясняется тенденцией к сокращению области прикрепления этой мышцы, намеченной уже у сколопендреллы. Что касается «pezzo basale» Berlese, то в нем я предполагаю не stipes Diplopoda и Scolopendrella в его целом, а один из склеритов, различимых на stipes у Diplopoda (Polydesmidae) [33]). Тот отдел, который обозначается как stipes мандибулы у сколопендреллы, был определен как базальная часть мандибулы впервые Menge. Последующие исследователи, как Latzel, Wood Mason, Grassi, смотрели на stipes также как на часть конечности; действительно, если принять во внимание призматическую форму stipes и ее вытянутость, естественно считать ее члеником конечности; в снабжении мускулатурой премандибулы и stipes в том именно виде, как это имеет место у сколопендреллы, также нет ничего противоречащего такому толкованию. Stipes как основной членик мандибулы может именоваться coxa мандибулы, praemandibula же соответствует остальной части конечности, начиная с trochanter; мощный adductor praemandibulae в этом случае можно сопоставить с adductor longus trochanteris, прикрепляющимся к tergum и pleurum. Естественно, что сказанное о stipes сколопендреллы относится и к stipes мандибулы Diplopoda: Lat-

---

[32]) Verhoeff. Op. cit. Lief. 2. Abb. III. cp. Berlese. Op. cit. p. 454. Fig. 501.

[33]) Verhoeff. Op. cit. Lief. 3. Abb. XXV, XXVII vp., Taf. IX. Fig. 158 y.

zel и толкует stipes Diplopoda как часть мандибулы [34]); Verhoeff, однако, решительно восстает против такого объяснения stipes, он считает stipes и cardo мандибулы плейритами, притом считает stipes плейритом мандибулярного сегмента, а cardo плейритом gnathochilarium (?); то и другое Verhoeff старается обосновать положением cardo и stipes; что по снабжению мускулатурой cardo всецело принадлежит мандибулярному сегменту его почему-то не смущает [35]). Лично я полагаю, что stipes Diplopoda есть coxa мандибулы, cardo же следует рассматривать как плейрит, но не максиллярного (как полагает Verhoeff), а мандибулярного сегмента.

В то время, как на дорсальной стороне тела cranium разрослось назад и стеснило tergum 1-го грудного сегмента в его развитии, на брюшной стороне тела мы находим обратное,—sternum грудного сегмента вторглось в область головы между крыльями cranium и задними концами stipites челюстей, оттесняя вперед нижнюю губу (рис. 6).

Несмотря на работы Grassi и Hansen, которые достаточно обстоятельно и правильно описали ротовые части Symphyla, указав на обособленную нижнюю губу, на наличность пары челюстей и гипофаринкса, мы до сего времени встречаем в литературе господство неверных представлений о строении ротовых частей Scolopendrella; в этом грешат даже работы специалистов, так, напр., «Myriapoda» Verhoeff'a в Bronn's Klassen und Ordnungen (1902) и «Die Diplopoden Deutschlands» (1911) того же автора. Это неправильное представление о строении ротового аппарата исходит от Wood Mason'a и Latzel'я; сближая строение максилл со строением gnathochilarium Diplopoda, Wood Mason обнаруживает предвзятое мнение; он находит сходство там, где его нет, и отрицает сходство там, где оно имеется; сущность ошибки Wood Mason'a и Latzel'я заключается в том, что они челюсти и нижнюю губу соединяли в одну пару ротовых придатков.

Рядом с мандибулой медиально от нее расположена челюсть (maxilla 1 paris), которая необычайно длинна, начинаясь позади на одном уровне с передним краем стернита 1-го туловищного сегмента (рис. 6 stmx); особенно велик stipes maxillaris: задний конец его округлен и упирается в бугорок на нижнем кон-

---

[34]) Latzel. Die Myriopoden der Oesterreich-Ungarischen Monarchie. Zweite Hälfte. 1884. S. 42—43. Latzel. и cardo принимает за членик мандибулы.

[35]) Op. cit. S. 180.

це плейрита 1-го туловищного сегмента (рис. 6 и 10 pl), а также в складку позади крыла cranium «pstg»; эта складка связана с ранее описанным парным склеритом в затылочной выемке cranium; по положению я этот склерит «t_5» считаю тергитом, а складку «pstg»—плейритом сегмента максилл 1-ой пары; складка соответствует postgena Pterygot; между плейритом и задним концом stipes maxillaris «$stmx_1$» лежит углубление (рис. 10), которое допускает движение stipes в передпезаднем направлении. Задняя выступающая часть stipes принимается Ганзеном за cardo; физиологически, полагаю, и морфологически cardo maxillae более соответствует мягкая складка [36]), которая сопровождает stipes со стороны его медиального края (рис. 6 и 10 crd) и простирается до основания subgalea и palpifer labii. По степени плотности хитина stipes делится на 2 части с продольной границей, которой впереди на краю stipes соответствует вырез (рис. 10 inc): 1) на наружную часть, нежную, обращенную к мандибуле и соединенную с ней на всем протяжении stipes mandibulae вплоть до дистального сочленения, и 2) на медиальную, более плотную часть, соседнюю с labium. Над передним краем медиальной части сидит короткий одночленистый palpus maxillaris «p». То, что край stipes прикрывает основание palpus, ввело в заблуждение Ганзена и заставило его считать palpus двучленистым. К медиальному краю дистальной половины stipes примыкает subgalea челюсти, отделенная от stipes продольной полоской хитинного утолщения «r», тянущегося от основания palpus к cardo челюсти. На subgalea сидят lacinia и galea почти одинаковой длины (рис. 9 и 10 l, g); lacinia цилиндрической формы, медиальная поверхность ее плоская, остальная часть боковой поверхности округлена; lacinia напоминает длинный слегка изогнутый коготок; Wood Mason гомологизирует lacinia и galea с двумя щупальцевидными придатками на конце «stipes» гнатохилария Diplopoda и считает galea челюсти и конец мандибулы измененными коготками, унаследованными от первичнотрахейного предка.

Современная морфология конечностей членистоногих с этим мнением согласиться не может; третьего придатка челюсти—palpus «pmx_1»—Wood Mason не видел; но если бы Wood Mason и заме-

---

[36]) Нежные части хитина на нижней поверхности головы отличаются крупной зернистостью от более плотных мелкозернистых.

тил его, вряд ли это повлияло бы и заставило бы его искать верхушечную часть конечности в щупальце, а не galea.

Мышцы, движущие частями челюсти, имеют punctum fixum на stipes maxillae (рис. 9); musculus adductor stipitis «ad st_1», protractor stipitis «pr st_1» и adductor laciniae «adl» прикрепляются к эндоскелету гипофаринкса. Присутствие hypopharynx'а у сколопендреллы впервые было отмечено Grassi [37]), как и эндоскелета, отходящего от гипофаринкса; описание, данное им для того и другого, очень скудное; гораздо тщательнее описал гипофаринкс Hansen, однако не со всем в его описаниях и выводах можно согласиться. Над дистальной третью palpifer labii (рис. 10 p f mx_2) расположен непарный языкообразный орган почти квадратной формы—glossa (рис. 9 gl); край glossa округлен, верхняя поверхность покрыта впереди в средней части мелкими складками, идущими вдоль glossa; эти складки образуют ступеньки, поднимающиеся к медиальной линии, и придают средней части glossa выпуклую форму; по средней линии на glossa сидит валик «v», на основании своем несущий вздутие «tu»; это вздутие подвешивает парный орган, расположенный по сторонам от него, известный под названием superlingua, Ганзеном же называемый maxillula, так как он считает эту пару придатков гомологом максилл 1-ой пары у ракообразных (рис. 9 sprl). Ганзен основывается на том, что эти придатки отчленены при основании; на самом деле этого нет и не может быть, так как superlinguae сидят капюшоном на переднем конце эндоскелетных стержней «end», главном эндоскелетном образовании головы сколопендреллы; superlinguae обладают формой семени фасоли, вогнутой стороной обращены к средней линии и оставляют между собой и glossa пространство, в котором движется lacinia челюсти. Эндоскелетные стержни дают три пары отростков и вдаются своим задним концом в начальную часть 1-го туловищного сегмента, где к ним прикрепляются мышцы туловищного сегмента, подвешивающие эндоскелет; стержни соответствуют «parastomatische Balken» Verhoeff'a [38]).

Sternum первого туловищного сегмента втиснута, как уже упоминалось, между задними концами stipites maxillares; непосредственно позади stipes расположен бугорок необособленного от sternum pleurum'a; бугорок этот служит упором заднему концу

---

[37]) Op. cit. p. 16. Taf. II. Fig. 20.

[38]) Verhoeff. Ueber vergl. Morph. des Kopfes niederer Insekten. Nova Acta. 1904.

stipes (рис. 6 pl). Передняя граница sternum (рис. 8 и 10 s_1)—кривая линия, вогнутостью обращенная вперед; на всем своем протяжении этот передний край sternum соприкасается с поперечной престернальной складкой «plc_2», над которой расположена вторая поперечная престернальная складка «plc_1». Поперечно вытянутое углубление с очертанием трапеции «imnt», со сторон ограниченное парой косых полосок утолщенного хитина «str», отделяет складки от заднего отдела labium, который я определяю как mentum; mentum «m»—парная пластинка; он образует прямоугольник, слегка вытянутый поперек, почти квадратный; упомянутая парная полоска утолщенного хитина, видимо играющая роль рессоры, упирается передним концом в задние углы mentum, а задним концом в переднебоковые округленные края верхней престернальной складки. Слабо выраженный передний край mentum отделяет его от овальной формы пластинки (рис. 6 и 10 p f mx_2), вытянутой спереди назад; боковые края пластинки, отогнутые вниз, утолщены. Сагиттальным швом, составляющим продолжение границы двух склеритов mentum, овальная пластинка делится на две части. Передний край каждой половины неглубокими разрезами делится на три лопастцы, из которых две внутренних «le» и «li» ясно обособлены в основании от остальной части овальной пластинки; третья же лопастца—крайняя наружная—таким обособлением не обладает; в двух внутренних парах лопастей мы узнаем lobi externi и interni labii, третья же лопастца, необособленная на уровне основной границы двух других, соответствует palpus labii «pmx_2». Все эти дольки несут чувствующие органы в виде бугорков со щетинками; на конце palpus имеется пара таких органов, сбоку на краю его сидят еще два; описанная пластинка, разделенная сагиттальным швом на дв и несущая три пары придатков, соответствует palpifer labii (pezzo palpifero Berlese). Дистальная треть palpifer labii до уровня конца stipes mandibulae и stipes maxillae свободна, основные же две трети palpifer labii сращены впереди с основанием glossa гипофаринкса, а по сторонам с subgalea челюсти, но так, что соединительная складка между боковой частью palpifer labii и subgalea maxillae над labium проникает до линии выреза, отделяющего palpus labialis от lobus externus; благодаря этому maxilla может вдвигаться, занимая положение над краевой частью labii. На линии выреза, отделяющего palpus от lobus externus, можно проследить также узкую продольную полоску «d gl t»,

которую явно заметил Latzel [39]), так как изображает ее на рисунке еле заметной линией; видел ее и Grassi [40]), при чем описал ее как шов на поверхности palpifer; эта полоска обозначает хитиновую выстилку протока трубчатой железы, открывающейся очень мелким воронковидным отверстием в глубине выреза между palpus и lobus externus; железистая часть трубчатой железы помещается в боковых частях первого грудного сегмента и, повидимому, соответствует смазочной (?) железе Diplopoda (Putzdrüse). Вторую железу я нахожу в основной половине palpifer labii также на линии выреза между palpus и lobus externus: мне удалось видеть массу тончайших трубочек этой железы «gl_1», сходящихся к ее центру; железа эта часто образует ясную припухлость на наружной поверхности labii.

Muhr [41]) в своем предварительном сообщении о Scolopendrella microcolpa дает рисунок нижней поверхности головы; предполагаю, что этот рисунок [42]) заимствован Latzel'ем, повлияв и на работу Grassi и Hansen'а, так как всюду мы находим сходство в неправильном изображении области, лежащей позади palpifer labii; так Latzel [43]) сообщает о кожистом треугольном mentum «einer mehr weniger häutigen dreieckigen Kinnplatte» на месте указанных мной двух складок впереди sternum первого туловищного сегмента; Grassi [44]) пишет также об «una specie di piastra mentoniera». Hansen отмечает большое сходство между labium сколопендреллы и насекомых; основанием labium он считает описанную пару полосок хитина «str» и называет их submentum (?); он отмечает сочленение этих полосок с узкой пластинкой, лежащей сзади около основания челюстей; этой пластинке, повидимому, соответствуют описанные мною складки. Hansen толкует эту пластинку как sternum сегмента нижней губы (?); он находит далее, что впереди «submenta» сочленяются с короткими отростками «mentum» (=palpifer labii mihi); он описывает 3 пары долей на переднем краю «mentum», но значения их не выясняет. Все неправильности

---

39) Op. cit. Taf. I. Abb. 6.

40) Op. cit. Taf. II. Fig. 5.

41) Muhr. Vorläufige Bemerkungen über eine neue Art der Gattung Scolopendrella Gervais: Scol. microcolpa. Zool. Anz. IV. Jhrg. 1881. № 75.

42) Или рисунок из основной работы Мура: Muhr. Die Mundteile von Scolopendrella und Polyzonium. Zehnter Jahresbericht über des deutsche Staatsgymnasium in Prag. 1882. Этой работы я не читал.

43) Op. cit. S. 8 und. Taf. I. Abb. 6.

44) Op. cit. p. 16. Taf. II. Fig. 5.

в описании авторов объясняются результатом обработки материала раствором щелочи, кипячение в котором значительно изменяет форму и положение органа; у невываренной в растворе щелочи головы положение частей ее таково, как оно изображено на рис. 6: утолщенные полоски и промежуточная перепончатая часть не видны, а образуют вдающуюся складку; задний край mentum, значительно выступающий, приходится против промежутка между plica inferior и superior. До работы Wood Mason'а представляли себе ротовые части сколопендреллы, состоящими из пары жвал и двух пар челюстей.

Wood Mason дал иное толкование ротовым придаткам сколопендреллы: он находит у ней всего одну пару челюстей; этой парой челюстей он считает все то, что мной описано как две челюсти, нижняя губа и 2 престернальных складки $p\,l\,c_2$ и $p\,l\,c_2$. Эта единственная пара челюстей Wood Mason, или «gnathochilarium» авторов состоит, по мнению Wood Mason, из 7 или 8 склеритов, а именно [45]), в основании средней части «гнатохилария» 1 или 2 склерита; они соответствуют pl_1 и pl_2 моего рисунка (при кипячении в растворе щелочи вместо двух нормальных складок получается часто одна сильно увеличенная). Впереди основных склеритов автор находит парный средний склерит с парным же роговидным отростком сзади; парный средний склерит соответствует двум половинам palpifer labii; роговидный отросток—промежуток между mentum и cardo maxillaris; само mentum автор не заметил, оно осталось под прикрытием престернальной складки plc_1; далее автор описывает парный короткий склерит сбоку, рядом с основным, и парный длинный склерит; первый соответствует моему cardo maxillaris, а длинный склерит—остальной части maxillae 1 paris. При поверхностном рассмотрении совокупности, указанных частей мы действительно получаем представление о гнатохиларии, при чем найдем следующее соответствие частей «гнатохилария» сколопендреллы и гнатохилария диплопод (для примера беру гнатохиларий Callipus [46]).

Scolopendrella.	Callipus.
2 половины palpifer labii	2 lamellae linguales
plica praesternalis superior	promentum
plica praesternalis inferior	mentum
maxillae 1 paris	stipites
lacinia и galea	palpi stipitis.

45) Cp. Latzel. Op. cit. Taf. I. Abb. 6.

46) Verhoeff. Op. cit. Lief. 4. Taf. XII. Abb. 204.

Ближайшее рассмотрение ротовых частей приводит к заключению, что говорить о гнатохиларии у сколопендреллы нельзя, так как челюсти и нижняя губа сохранили полную самостоятельность, доказанное же эмбриологией происхождение «гнатохилария»[47]) диплоподиз зачатка одной пары конечностей окончательно устраняет возможность подобного рода сравнений; самостоятельность происхождения «hypostoma» за счет стернита последующего сегмента при этом не отрицается[48]). Однако, предание о гнатохиларии со времен Savigny и Cuvier так укоренилось, что мы и теперь видим попытки, наперекор эмбриологическим данным, разработки теории о происхождении гнатохилария за счет двух пар конечностей со стороны Verhoeff'a. Теперь, когда нами изучено строение нижней губы у сколопендреллы, делается вероятной иная гомология, в пользу которой говорит и строение и происхождение гнатохилария; я полагаю, что гнатохиларий Diplopoda гомолог нижней губы сколопендреллы и насекомых. Если мы себе представим укорочение складки, обозначенной на рис. 10 imnt, и соответствующее перемещение двух хитиновых полосок «str» вперед на линию mentum, то при сравнении нижней губы сколопендреллы с гнатохиларием Glomeris[49]) можно увидеть следующее соответствие частей:

Scolopendrella.	Glomeris.
Стернит 1-го грудного сегмента с престернальными складками.	Hypostoma Latzel[50]) (gula Verhoeff.)
Обе престернальных складки.	Оба передних края hypostoma.
2 склерита mentum.	2 склерита mentum.

[47]) Metschnikoff. Embryologie der doppeltfüssigen Myriopoden. Zeitschr. wiss Zool. Bd. 24. H. 3.

[48]) Verhoeff. Op. cit. Lief. 4; Attems. см. далее.

[49]) Verhoeff. Op. cit. Taf. XII. 197, 206.

[50]) Согласно Attems (System der Polydesmiden. Denkschr. Kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 67. 1899. S. 236—237), hypostoma Latzel (gula Verhoeff) по происхождению стернит сегмента, несущего так наз. шейный щиток (collum Verhoeff), который служит тергитом сегмента; за плейрит сегмента Attems считает парную полоску (Attems Abb. 298. Pl; Verhoeff Abb. 208 gpl), с наружной стороны примыкающую к задним отросткам hypostoma, а выше вклинивающуюся между diaphragma occipitalis и шейным щитком, соединяясь с диафрагмой; Attems отмечает обособленность и рыхлое соединение всех 4 частей сегмента; я полагаю, что плейриты Attems'a могут и не при-

Scolopendrella.	Glomeris.
2 хитиновых полоски.	2 cardines gnathochilarii.
2 боковых краяра+palpi feris labii.	2 stipites gnathochilarii.
2 чувствующих бугорка на конце palpus labii.	2 чувствующих органа на конце stipites gnatochilarii («Taster» Verhoeff).
Средняя часть palpifer labii.	Lamellae linguales.
Протоки 2 трубчатых желез.	Протоки 2 трубчатых желез (Putzdrüsen Verhoeff).

Основываясь на гомологии нижней губы сколопендреллы с нижней губой насекомых и нижней губой(=гнатохиларием) Diplopoda, я провожу следующую гомологию между ротовыми частями и их дериватами у названных групп.

Hexapoda pterygota.	Symphyla.	Diplopoda.
«Mandibula».	Praemanbibula.	Praemandibula.
Gena + mandibulare basale.	Ala cranii + stipes.	Cardo + stipes mandibulae.
Hypopharynx.	Hypopharynx.	Spatola + «Centralzapfen» Verhoeff + «hypopharynx» Verhoeff.
Maxilla 1 paris.	Maxilla 1 paris.	Зачатки у Archispirostreptus.
Maxilla 2 paris = labium без postmentum.	Maxilla 2 paris («labium»).	Gnathochilarium без hypostoma.
Postmentum.	Sternum 1-го туловищного сегмента с престернальными складками.	Hypostoma.

надлежать сегменту hypostoma; связью с диафрагмой и положением своим они напоминают postgenae, следовательно, плейриты сегмента maxillae 1 paris, выродившегося у Diplopoda (см. далее); что касается принадлежности шейного щитка (collum) сегменту hypostoma, это находится еще под вопросом. (Сравни: 1) Heymons:. Mitteilungen über die Segmentirung und den Körperbau der Myriopoden. Sitz-Berichte. Pr. Akad. Wiss. 1897. 2) Silvestri. Sulla morfologira dei Diplopodi Atti. Acad. Lincei. 1898. vol VII. 3) Лигнау. История эмбрионального развития Polydesmus abchasius. 1911).

Такая гомология наиболее вероятна после обнаружения M. Robinson [50]) у зародыша Archispirostreptus исчезающих зачатков максилл; эта гомология существенно отличается от той, которая обычно проводится между ротовыми частями Hexapoda и Diplopoda; мне представляется, что обычно проводимая авторами гомология [51]) gnathochilarium maxilla 1 paris Hexapoda есть результат ошибки—поиска недостающего у Diplopoda сегмента не впереди, а позади gnathochilarium; со времени результатов работы M. Robinson эту ошибку следовало бы устранить, но автор избрал другое решение вопроса, признав за «maxillulae» Hansen значение конечностей, что не согласуется с данными эмбриологии.

Переходя к вопросу о положении сколопендреллы среди других Antennata, приведу сначала мнения других авторов, ее исследовавших: Ryder отмечает, что Scolopendrella обнаруживает в одинаковой степени сродство с насекомыми и многоножками и может быть рассматриваема, как последний представитель, сохранившийся от той группы (the last survival of the form), от которой, предположительно, произошли насекомые; эту группу он называет Symphyla, как группу, в своеобразном сочетании соединяющую в себе признаки Myriopoda, насекомых (под этим названием он подразумевает только Pterygota) и Thysanura [52]). К такому же представлению о сколопендрелле, как форме промежуточной, приходит и Grassi: он указывает, что Symphyla обнаруживают сродство со всеми другими отрядами Myriopoda. На-ряду с мнениями названных двух авторов, не находящих определенного преобладания признаков сходства у сколопендреллы с той или другой группой Antennata, следует отметить мнения Packard'а и Verhoeff'а: они сближают Symphyla с определенной группой, но в выборе этой родственной группы не сходятся друг с другом. Packard [53]) считает возможным включить сколопендреллу в Thysanura, Verhoeff [54]) сближает ее, следуя Pocock'у, с Diplopoda,

---

50) M. Robinson: On the Segmentation of the Head of Diplopoda. Quart. Journ. Micr. Science, vol. 51. 1907.

51) M. Robinson: op. cit. p. 614.

52) Ryder: 1) The Structure, Affinities and Species of Scolopendrella. Proc. Acad. Nat. Sc. Phil. 1881.

2) Scolopendrella as the type of a new order of Articulates (Symphyla). American Naturalist. 1880.

53) Packard: Scolopendrella and its Position in Nature. American Naturalist. 1881.

54) Verhoeff: 1) Myriapoda aus Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. V. Abth. II. Lief. 63—65. 1902. 2) Die Diplopoden Deutschlands. Lief. I. S. 9.

стараясь это сближение обосновать шире, чем это делает Pocock, который опирается на различие в положении полового отверстия у Diplopoda, Pauropoda и Symphyla, с одной стороны, Chilopoda и Hexapoda—с другой. Latzel [55]) подвергает мнение Packard'a о близком родстве Scopolendrella с Campodea справедливой критике. Со своей стороны, я полагаю, что нельзя согласиться с ныне вошедшей даже в руководства группировкой Antennata на Progoneata (=Diplopoda+Pauropoda+Symphyla) и на Opisthogoneata (=Chilopoda+Hexapoda). Рассматривая помещенную в работе Verhoeff'a таблицу с диагнозами Progoneata и Opisthogoneata, мы, принимая во внимание сказанное выше о происхождении genae cranii у насекомых, отвергнем первую статью, где сильному развитию щек у мандибул Progoneata противополагается слабое их развитие или даже отсутствие у Opisthogoneata. 2 статья диагноза предполагает у Progoneata одну максиллу или же гнатохиларий, как продукт срастания двух максилл, что также не согласуется с наличностью у Symphyla двух самостоятельных пар максилл. 3-я статья особенно любопытна: она группирует насекомых Chilopoda, Symphyla и Diplopoda на основании наличности и отсутствия ногочелюстей с ядовитой железой и вместе с тем на основании количества пар ножек, при чем благодаря такому искусственному сочетанию двух признаков насекомые (3 пары ножек) и Symphyla (12 пар ножек) оказываются разъединенными, насекомые и Chilopoda (не менее 15 пар ножек)—соединенными. 4-я статья рассматривает положение полового отверстия, т.-е. тот признак, на который опирался Pocock, различая Progoneata и Opisthogoneata: отмечается положение отверстия Progoneata у 2-й пары ножек или позади нее, или реже позади 3-й пары ножек (у Scutigerella между четвертыми ножками), и отверстия Opisthogoneata перед анальным сегментом. Мы, однако, знаем, что половое отверстие у Hexapoda может быть и непосредственно впереди анального сегмента, может быть и несколькими сегментами впереди, может быть на 10 сегменте брюшка, но может быть и на 5-м, и сам автор упоминает, что у некоторых паразитических насекомых отверстие перемещено вперед; колебание же в положении полового отверстия как у Progoneata, так и у Opisthogoneata, весьма ослабляет значение данного диагностического признака и во всяком случае не устанавливает между двумя группами принципиального разли-

---

[55]) Op. cit. S. 4—6.

чия. Строение трахейной системы как діагностический признак (статья 6-я), имеет также значение относительное, так как и у Chilopoda (Scutigera) и у Hexapoda (Machilis) анастомозы могут и отсутствовать, и, следовательно, Symphyla могли бы с одинаковым, если не с большим правом ввиду отсутствия трахейных мешков, свойственных Diplopoda, быть отнесены к группе Chilopoda и Hexapoda. Подобной же несостоятельностью страдают статьи 5, 7 и 8.

Ryder в отряде Symphyla видит предков насекомых. Это еще не обязывает считать сколопендреллу прямым предком насекомых; как форма, в своеобразном сочетании обладающая признаками Hexapoda и Diplopoda, сколопендрелла является промежуточной между ними формой; но сколопендреллу нельзя считать непосредственным звеном между той и другой группой: в строении ее встречаются такие особенности, которые не свойственны ни той ни другой.

В следующей табличке я свожу признаки, сближающие сколопендреллу с насекомыми и Diplopoda на основании строения головы.

Признаки, сближающие сколопендреллу.

с Hexapoda.	с Diplopoda.
1. Однообразное расчленение антенн.	1. Слабая обособленность верхней губы от clypeus.
2. Многочлениистость антенн.	2. Форма верхней губы.
3. Строение постантеннальнаго органа.	3. Crista metopica в виде глубокой складки.
4. Сочленение мандибулы с clypeus.	4. Наличность затылочной диафрагмы.
5. Нечленистость премандибулы.	5. Отчлененность stipes mandibulae.
6. Строение musculus adductor mandibulae.	6. Упрощение labii inferioris, приближение к строению «gnathochilarium».
7. Тип строения максиллы 1-й пары.	
8. Тип строения гипофаринкса.	
9. Эндоскелет гипофаринкса.	
10. Тип строения нижней губы.	
11. Стремление 1-го туловищнаго сегмента полностью войти в состав головы.	

Из сопоставления ясно, что преобладают признаки, свойственные насекомым; однако, наличность некоторых характерных (пункты 4, 5 и 6) признаков Diplopoda и своеобразные черты, как-то срастание cardo mandibulae и притом только его (без участия stipes) с cranium, говорят против особенно тесного сближения с насекомыми. Как примитивные черты в строении головы сколопендреллы могут быть истолкованы: развитие складок и швов cranium, подвижность частей cranium, отхождение мышц антенн позади acron в области среднего затылочного отростка, сохранение известной самостоятельности первым туловищным сегментом, сохранение рудиментарных конечностей 1-м туловищным сегментом.

Zum Bau des Kopfes von Scolopendrella vulgaris Hansen.

E. Becker.

Mit 10 Figuren in Text (Taf. III, IV, S. 210, 211).

Aus dem Zoologisches Museum der Universität Moskau.

Der prognathe Kopf (Abb. 1) von Scolopendrella vulgaris ist dorsoventral leicht comprimirt, von oben gesehen eiförmig; der sich verjüngende Vorderteil ist am Ende breit abgestutzt; am abgestutzten Vorderende trägt er einen verdickten Labrumnagel «ung», der hinten durch eine Rundkerbe vom clypeus und den lateralen Partien des labrum abgesetzt ist; hinten median trägt der Kopf einen Ausschnitt, der durch den paarigen Tergit des Kiefersegmentes (Abb. 1., Abb. 4 «t_5») eingenommen wird; ausser dem paarigen Tergit, sieht man von oben nur das cranium und die Mandibelstämme «stmd» in einer Seitenbucht des cranium. Das cranium besteht aus drei Teilen, die gegeneinander schwach beweglich sind: an den Grenzen der Teile können Deformationen des Kopfes zu stande kommen. Der hintere Teil macht fast genau das hintere Drittel des cranium aus; seine Mitte nimmt eine innere Längsfalte die crista metopica ein, die an der Vordergrenze des Teiles abbricht, um jenseits der Vordergrenze wieder zu erscheinen; da, wo die metopica abbricht, kann das cranium leicht deformirt werden, indem es eingedrückt wird; wo die aus Dermaschicht des Chitins bestehende crista abbricht, entspricht ihr aussen eine Art Gelenk der epidermis. Der Seitenrand des hinteren Teiles des cranium ist nach unten abgebogen und macht nicht nur die Seitenwand aus, sondern biegt sich auch auf die Unterfläche des Kopfes

und stellt hier ihre Randpartie dar; diese Seitenflügel «ab» sind vorne an der Grenze des Craniumteiles quer abgeschnitten und tragen hier aussen den Gelenkhöcker Abb. 1, 5, 8 «cap» für den Mandibelstamm. Da der Tergit des 5-ten Segmentes beim Zerzupfen sich leicht vom cranium ablöst, zähle ich ihn dem cranium nicht zu; zwischen dem Tergit und dem Rande des Craniumausschnittes giebt es eine Einfaltung «dphr», aus einer verdickten Chitinlage bestehend; die, Einfaltung entspricht dem Diaphragma occipitalis der Diplopoden und läuft seitwärts ebenfalls in einen paarigen Fortsatz «ang» aus der dem nach unten abgebogenen Hinterrande des cranium aufsitzt; dem hinteren Ausschnitt entsprechend bildet der Hinterrand des cranium zwei breite seitliche Lappen, die ohne Grenze in die Seitenflügel übergehen; an der Spitze des hinteren Ausschnittes gehen die beiden Hälften des Diaphragma in die metopica über; da wo die zwei Hälften des Diaphragma mit der metopica zusammentreffen, läuft ein endoskeletaler schräg nach unten und hinten gerichteter Fortsatz «prend» ab, an den sich die sämmtlichen Antennenmuskeln anheften. Der Vorderteil des cranium (=Vorderkopf Verhoeff) Abb. 2 besteht aus labrum und clypeus und macht so ziemlich das vordere Viertel des cranium aus; seine Vorderwand ist stark verdickt und stellt eine Art Labrumnagel dar, der als Schaufel oder Rüssel dient; dementsprechend ist der Vorderteil zu Deformationen fähig, denen ein federnder Apparat entgegenwirkt, der aus Chitinleisten besteht «b cl» «prfcl», die sich mit dem Labrumnagel verbinden. Die Zwischengrenze von labrum und clypeus, die Hintergrenze von clypeus werden durch Randeinschnitte angedeutet; die Hintergrenze des clypeus auch durch eine Leiste «prfcl» des federnden Apparates, die eine Art Gelenk mit dem Vorderende des Supraantennalwulstes herstellt. Der mittlere Teil des cranium ist der grösste, Abb. 1, 2; hier gabelt sich das Vorderende der metopica, indem es zwei quere Zweige «rm» bildet, die zur Antennengrube verlaufen und oberhalb der Grube in der Mitte eines bogenförmigen Wulstes «vsa» enden; die beiden Ränder der transversalen Zweige der metopica gehen in den medialen Rand des Wulstes über; sie grenzen das praefrontale Gebiet «prf» von dem mittleren Frontalgebiet ab; dieses mittlere Frontalgebiet stellt einen paarigen Skleriten «frm» dar, von allen Seiten durch Nähte und cristae abgegrenzt; aussen grenzt es an den Supraantennalwulst, innen an die metopica, vorne an ihren Zweig, schliesslich hinten wird die Grenze durch eine schräge Naht «sutl» gebildet, die von der Stelle der metopica, wo sie unterbrochen ist, nach dem Hinterende des Sup-

raantennalwulstes verläuft. Die Gegend, wo die metopica unterbrochen ist und wo von ihr die schräge Nähten sich abzweigen, entspricht derjenigen, wo sich bei Diplopoden die metopica gabelt. Die Unterseite des clypeus trägt in der Mitte den epipharynx Abb. 3 «epf», «vd»; die Unterseite des clypeus bildet in der Mitte ein Gewölbe «f», das von Muskeln gehoben werden kann; die Höhle unter dem Gewölbe kann als die eigentliche Mundhöhle gelten, da nämlich hauptsächlich hier der Prozess der Nahrungszerteilung vorgeht: der gezähnelte Rand der Praemandibel bewegt sich in dem Gebiet des Gewölbes; unmittelbar hinter dem Gewölbe liegt die Pharynxöffnung «orph» unten von einem kurzen Lappen begrenzt, der mittels eines transversalen Muskels «mtph» gegen eine Leiste am Gewölbe gepresst werden kann; an den Seiten des Gewölbes findet man zwei Höhlen «fcll», die am Aussenrande von einer Falte «plf» begrenzt werden; der freie Rand der Falte ist nach innen gekehrt und dient die Bewegung der Praemandibel zu beschränken, indem ein der Oberseite der Praemandibel aufsitzender Höcker in der Höhle sich bewegt Abb. 1, 4 «prpr».

Das Antennensegment offenbart ein primäres Verhältniss in der Lage des tergum: sämmtliche Antennenmuskeln heften sich an den oben erwähnten unpaaren endoskeletalen Fortsatz «prend», der eine Lage hinter dem acron behält; ein tentorium fehlt; die Antennenhöhle grenzt mediad an den supraantennalen Wulst «vsa», vorne an den clypeus, laterad erstreckt sie sich bis zum Rande des cranium; hinten gibt es keine Grenze; die Antennenmuskeln «ma» sind sehr lang und heften sich vorne an das zweite Glied der Antenne (art_2), woraus zu folgern ist, dass die Antennenmuskeln von Scolopendrella den Antennenmuskeln von Hexapoden nicht entsprechen; das basale Antennenglied «art» ist kurz und einfach, das zweite Glied ist den übrigen ähnlich gebaut, birnförmig; das distale Drittel der Antennenglieder kann dank gewissen Einrichtungen des Chitins (seiner Feinheit, Vorhanden einer ringförmigen Verdickung) sammt der Basis des nächstfolgenden Gliedes eingezogen werden, was eine Verkürzung der Antenne mehr als um das Doppelte verursacht. Hinter der Antennenbasis befindet sich das Postantennalorgan Abb. 1, 2, 4 «opa», welches an das entsprechende Organ der Collembolen in seiner einfachsten Form (bei Schoettella sensibilis Schoett) erinnert: ein schwach vorgewölbter Höcker durch einen Basalring gestützt; die Sinneszellen befinden sich nicht unter, sondern hinter dem Höcker und sind unmittelbar mit einem Lappen Abb. 4 «lbl» des Oberschlundganglion verbunden; der Lappen sitzt der Seitenfläche des deutocerebrum auf und

besteht aus Ganglionzellen, die im Zussammenhange mit der Anhäufung von Ganglionzellen an der Grenze von proto- und deutocerebrum stehen. Das Oberschlundganglion ist in der Längsachse sehr gestreckt, was eine Anpassung an die Kopfkapsel bedeutet; das protocerebrum «pr» bildet keine vorgewölbte Protocerebrallappen.

Zwischen Postan-tennalorgan und Antennenbasis knapp am Vorderrande des Höckers befindet sich das stigma «stg», dessen Lage von Haase und Grassi unrichtig angegeben ist (Haase teilt dem stigma eine Lage unter der Antenne zu, Grassi hat den oberen Fortsatz der Praemandibel für ein stigma angenommen; Menge hat das wahre stigma für Augen, Haase und Grassi, allem Anschein nach, für eine Oeffnung des Postantennalorgans gehalten; die Höhlung unter dem Organ «cavita sferoidale» von Grassi und der «lufthaltige Fettkörper» von Haase entspricht der Trachee, die unter dem Organ zum stigma verläuft).

Zum Mandibelsegment gehört die breite Randpartie des cranium von dem Basalgelenk des stipes mandibulae «cap» bis zum Tergit «t_5»; die Seitenlappen des cranium gehören vollständig dem Mandibelsegment; diese Randpartie des cranium dient zur Anheftung von adductor praemandibulae «mad», adductor stipitis mandibulae «mads» und retractor stipitis (unter «mad»). Das Nähere giebt uns ein Vergleich mit den Befunden am Diplopoden- und Hexapodenkopfe: stipes mandibulae von Scolopendrella entspricht dem stipes mandibulae von Diplopoden; dem cardo der Diplopoden entspricht der Seitenflügel von Scolopendrella Abb. 1,6 und 7; der Vergleich mit einem Orthopterenkopfe, Abb. 8, führt zum Schlusse dass dem stipes und cardo der Diplopoden die gena im Sinne früherer Autoren (nicht im Sinne Verhoeffs) von Orthopteren entspricht, nämlich dem stipes entspricht der vordere (resp. der untere) Teil «rstm», dem cardo der hintere (resp. obere) Teil «rcdm» der gena; das mandibulare basale «mbs» ist für einen gesonderten Sklerit des stipes zu halten (vergl. Polydesmiden-stipes); diese Homologisierung wird durch die Muskulatur gestützt: das Gebiet, auf welches sich die Anheftung des adductor praemandibulae (resp. «mandibulae») erstreckt, ist bei Stylopyga occiput und die hintere Partie «rcdm» der gena, bei Scolopendrella occiput, der Craniumflügel und der hinterste Teil des stipes, bei Julus occiput, cardo und stipes. Stipes mandibulae wird von einem Halbzylinder dargestellt, Abb. 5 «stmd», dessen beide Basen Gelenkhöhlen sind; die distale Basis nimmt den schwach ausgeprägten Basalhöcker der Praemandibel «pmd» auf; die letztere ist ein trapezoidales Skeletstück, dessen grosse Basis nach vorne und aussen, kurze Basis nach

hinten und innen gewandt ist, die zur Mittellinie gerichtete unparallele Seite ist bezahnt und zerfällt in zwei Lappen, die von einander durch einen Ausschnitt getrennt sind; dem Ausschnitt zur Seite sitzt gesondert ein langer Zahn; etwas vor der Basis der Praemandibel sitzt der Oberseite noch eine zweiter abgerundeter Höcker «pr. pr» auf, der in die Seitenhöhle des clypeus eingelenkt wird und die Seitenbewegung der Praemandibel beschränkt, der Höcker steht jedoch in keinem festen Verbande mit der seitlichen Clypeusgrube; die noch sehr freie Verbindung zwischen Praemandibel und clypeus ist für eine Primärform derjenigen Gelenkverbindung (oberes resp. vorderes Gelenk), die wir bei den Pterygoten finden, zu halten. Die Insertion des Adductormuskels der Praemandibel sowie die Halbzylinderform des stipes bewegt uns den letzteren als coxa, die Praemandibel als den übrigen Teil der Extremität (vom trochanter an—Telopodit Verhoeff) zu deuten; der adductor würde in diesem Falle dem musculus adductor trochanteris longus entsprechen; die nämliche Deutung kommt auch dem stipes der Diplopoden Abb. 7 «stmd» und dem vorderen Teile der Pterygotenwange (gena) Abb. 8 «rstm» zu Teil, während cardo von Diplopoden Abb. 7 «c», der Craniumflügel von Scolopendrella und der Hinterteil der Pterygotenwange Abb 8 «rcdm» als Pleuren des Mandibelsegmentes zu deuten sind.

Während auf der Dorsalseite das cranium zum Nachteil des tergum des 1-ten Rumpfsegmentes sich nach hinten ausbreitet und das Rumpfsegment stark beengt, ist auf der Ventralseite Abb. 6, 10 das entgegengesetzte der Fall, hier liegt der Vorderteil des sternum des 1-sten Rumpfsegmentes Abb. 6 «s» unter den hinteren Lappen des cranium und drängt sich sogar zwischen die Seitenflügel des cranium und die Hinterenden des stipes maxillaris vor Abb. 9, 10; dadurch wird die Unterlippe nach vorne gedrängt, wobei ihr Hinterrand (der Hinterrand der Kinnplatten) beinahe in derselben Transversalebene mit den basalen Gelenken der Mandibelstämme liegt, während die sehr in die Länge gezogenen 1-sten Maxillen sich ein grosses Stück nach hinten erstrecken; somit nimmt der Sternumteil des 1-sten Rumpfsegmentes einen Anteil an der Gestaltung des Kopfes; die Rudimente der Extremitäten «p» liegen unter dem Hinterrande des cranium. Die Mundgliedmassen liegen nicht hintereinander, sondern wie bei Hexapoden in einer Querreihe, die Mandibeln am meisten laterad, die Unterlippe in der Mitte, während die 1 Maxille eine Zwischenlage behauptet; die Mundteile reihen sich eng aneinander, wobei sie für die Zwischenhäute nur sehr wenig Platz nachlassen;

es wird somit die Unterseite des Kopfes fast ausnahmslos durch die Mundteile und das sternum des 1 Rumpfsegmentes gebildet; nur die äussersten Teile der Mundteile, nämlich die Praemandibel, Maxillentaster, galea, lacinia und das Enddrittel von palpifer labii sind frei und haben Cylindergestalt; der grösste basale Teil der Extremitäten, nämlich stipes mandibulae, stipes maxillae 1 paris und das übrige labium sind halbcylindrisch; ihre Ränder sind miteinander und mit dem Seitenrande des cranium verbunden, Abb. 10; folglich ist der stipes mandibulae bis zum distalen Ende mit dem Seitenrande des cranium, andererseits mit der distalen Hälfte des Maxillenstammes verbunden, während der mediale Rand der subgalea, welche sich von innen an den Maxillenstamm anreiht mit den proximalen $^2/_3$ des palpifer labii verbindet. Die 1-ste Maxille hat einen verhältnissmässig enorm entwickelten Stamm, der eine zartere Lateralwand und eine derbere feiner granulierte Unterwand «stmx» aufweist; die Grenze zwischen den beiden Teilen ist durch einen Randeinschnitt «inc» markirt; oberhalb des Randes des derberen Teiles sitzt der rudimentäre palpus maxillaris «pmx»; an den Basalteil des Stammes reiht sich mediad eine Verbindungsfalte, die als cardo «crd» functioniert, an den Distalteil reiht sich mediad die subgalea an, welche die galea «g» und die lacinia «l» am Endrande trägt; die beiden letzteren bilden miteinander ein Gelenk an ihrer Basis; die Grenze zwischen Maxillenstamm und subgalea ist durch eine Chitinleiste «rt» angedeutet. Hinten grenzt der stipes maxillaris an einen Lappen «pstg», mit dem er in Berührung steht; eine nach innen gerichtete Duplicatur zwischen den beiden erlaubt der Maxille eine ungenierte Bewegung; der Lappen entspricht der postgena Comstock der Insekten und steht in Zusammenhang mit dem Tergit «t_5» im Nackenausschnitt des cranium und mit der Nackenadiaphragma. Ueber dem distalen Drittel der Unterlippe und zwischen den Distalenden der 1 Maxillen liegt der gut entwickelte hypopharynx Fig. 9, der aus der fast quadraten glossa «gl» und den beiden superlinguae «sprl» besteht; die lacinia der 1 Maxille drängt sich zwischen die superlinguae und glossa, was dadurch zu Stande kommt, dass die superlinguae auf einer Falte «v», die sich längs der Mittellinie an der Oberseite der glossa anheftet und basalwärts sich bauchig erweitert, aufgehängt werden; die superlinguae sitzen kappenartig den vorderen Enden von ein Paar Endoskeletstäben «end», die wohl den «parastomatischen Balken» Verhoeff entsprechen, auf; die Stäbe erstrecken sich weit nach hinten, indem sie mit ihren Hinterenden in den Vorderteil des

1 Rumpfsegmentes eindringen und hier durch Muskeln fixiert werden. Es ist zu betonen, dass die superlinguae den Angaben Hansens zuwider durch kein Gelenk von der Glossa abgesondert sind; ich meine, dass auch in dem vorliegenden Falle sie keine Extremitäten darstellen. Die Endoskeletstäbe dienen zur Anheftung der Kiefermuskeln, jedoch die Muskeln vom Kiefertaster und galea heften sich an den stipes maxillae. Dem zwischen den Hinterenden der Maxillenstämme liegenden Vorderrande des 1 Rumpfsegmentes sind zwei Querfalten Abb. 10 «pl_2» und «pl,» vorgelagert; die vordere Falte «pl,» sitzt über der hinteren; ich nenne sie die beiden Praesternalfalten. Weiter nach vorne befindet sich der Basalteil des labium—das Kinn (mentum); das Kinn «m» besteht aus einem Paar Platten; sein Vorderrand ist sehr schwach angedeutet, sein Hinterrand etwas abstehend; es befindet sich zwischen mentum und Praesternalfalten eine nach innen gerichtete Duplicatur, die bei der Ruhelage des Kopfes übersehen wird, jedoch nach der Behandlung mit kochender Kalilösung sich ausglättet, was übrigens auch mit Praesternalfalten geschieht; dabei gewährt man ein membranöses trapezoidales Zwischenstück Abb. 10 «imnt» seitlich von ein Paar Chitinleisten «str» begrenzt. An das Kinn reiht sich vorne eine längliche ovale durch eine mediane Naht in zwei Teile geteilte Platte «$pfmx_2$», in der Mitte schwach eingebuchtet und mit leicht vorgestülpten Seitenteilen; diese Seitenteile bedecken von unten die subgalea und lacinia. Der Vorderrand der Unterlippe ist jederseits in drei kleine Lappen geteilt, die Sinneskegel tragen; der seitliche Lappen «pmx_2» trägt zwei Kegel am äussersten Ende, zwei Kegel ausserdem sitzen seinem Aussenrande auf; während die zwei Paar medialer Lappen «li» und «le» von der Platte «$pfmx_2$» abgegrenzt sind, fehlt die Abgrenzung dem seitlichen Lappen; in den zwei Paar inneren Lappen erkennen wir den lobus externus und internus labii, während der äusserste Lappen, «pmx_2», dem palpus labialis entspricht und als solcher zu deuten ist; die längliche ovale Platte «$pfmx_2$» entspricht folglich dem palpifer labii und die proximale Platte «m», wie gesagt, dem mentum. Am Grunde des Ausschnitts, der den palpus labialis vom lobus externus abgrenzt, liegt die sehr kleine Oeffnung einer tubulösen Drüse. Bis zur sagittalen Linie, die durch den Ausschnitt zieht, der den palpus labialis vom lobus externus trennt, dringt von der Seite eine Falte ein, welche die subgalea und lacinia von dem Seitenteile des palpifer labii scheidet und das obere Blatt des Seitenteiles bildet; folglich laterad von der sagittalen Linie des Ausschnittes bilden die Seitenteile des palpifer Halbcylinder;

der Drüsengang «dglt» der obenerwähnten tubulösen Drüse, die seitlich im 1-ten Rumpfsegmente liegt, verläuft längs des inneren Randes der Seitenteile des palpifer labii; in der basalen Hälfte des palpifer labii liegt noch eine zweite Drüse «gl,» aus sehr feinen radiären zusammenlaufenden Röhrchen bestehend. Vordem Wood Mason's «Notes on the Structure etc of Scolopendrella» veröffentlicht wurden, dachte man sich die Mundgliedmassen von Scolopendrella aus einem Paar Mandibeln und zwei Paar Maxillen bestehend. Wood Mason gab den Mundgliedmassen eine andere Deutung; er findet bei Scolopendrella nur ein Paar Maxillen; für das Paar hält er alles das, was von mir als das Paar 1 Maxillen, Labium und 2 Praesternalfalten beschrieben ist; dieses einzige Paar Maxillen Wood Mason's oder «gnathochilarium» der Autoren besteht nach Wood Mason aus 7 bis 8 Skleriten, nämlich aus 1—2 basalen Skleriten (=2 Praesternalfalten mihi), 1 paarigen vorderen Sklerit (=palpifer labii mihi; das mentum ist von ihm unbeachtet geblieben), 1 paarigen kurzen Sklerit zur Seite des basalen (=das Paar cardines maxillares mihi), schliesslich einem Paar langer Sklerite (=das Paar 1 Maxillen). Bei einer oberflächlichen Betrachtung der Teile bekommen wir wohl den Eindruck von einem gnathochilarium, wobei die Teile des «gnathochilarium» von Scolopendrella denjenigen des gnathochilarium der Diplopoden entsprechen, wie folgt (als Beispiel nehme ich das gnathochilarium von Callipus).

Scolopendrella.	Callipus.
2 Hälften des palpifer labii.	2 lamellae linguales.
Plica praesternalis superior.	Promentum.
Plica praesternalis inferior.	Mentum.
2 maxillae 1 paris.	2 stipites.
Lacinia et galea.	Lobi (palpi) stipitis.

Die nähere Betrachtung der Mundgliedmassen führt uns zum Ergebniss, dass von einem gnathochilarium im eigentlichen Sinne des Wortes bei Scolopendrella keine Rede sein kann, da die beiden Maxillen-

paare ihre Selbständigkeit vollkommen bewahrt haben; die embryologische Untersuchungen haben weiterhin bewiesen, dass das gnathochilarium der Diplopoden aus nur 1 Paar Extremitätenanlagen entsteht, was Vergleiche wie oben absolut unmöglich macht; wohl taucht jetzt wiederum die Frage von der Entstehung des gnathochilarium aus Teilen zweier Metamere, da das hypostoma als der sternale Teil eines postmaxillaren Segmentes angesehen wird, jedoch steht es fest, dass nur ein Paar Extremitäten an der Bildung des gnathochilarium beteiligt ist. Jetzt, wo wir uns mit dem Bau des labium von Scolopendrella näher bekannt gemacht haben, kann eine andere Homologisierung durchgeführt werden, die sich auf anatomische wie embryologische Befunde stützt; ich meine nämlich das gnathochilarium der Diplopoden sei dem labium von Scolopendrella und Hexapoden homolog: bilden wir uns die Duplicatur «imnt» auf Abb. 10 verkürzt und die zwei Chitinleisten «str» nach vorne dem mentum zur Seite gerückt, so giebt uns der Vergleich mit dem gnathochilarium von Glomeris folgendes:

Scolopendrella.	**Glomeris.**
Sternum des 1-sten Rumpfsegmentes sammt den 2 Praesternalfalten.	Hypostoma Latzel (Sternit des Postmaxillarsegmentes).
2 Praesternalfalten.	Die beiden vorderen Ränder des hypostoma.
2 Mentumsklerite.	2 Mentumsklerite.
2 Chitinleisten.	2 Cardines gnathochilarii.
Die beiden seitlichen Randteile des palpifer labii + palpi labii.	2 Stipites gnathochilarii.
2 Sinneskegel am Ende des Labialtasters.	2 Sinneskegel („Lappen“, „Taster“) am Ende des stipes gnathochilarii.
Der mittlere Teil des palpifer labii.	Lamellae linguales.
2 Drüsengänge mit Oeffnungen an der Grenze von den Lippentastern und lobi externi.	2 Drüsengänge mit Oeffnungen an der Grenze von stipites gnathochilarii und lamellae linguales („Putzdrüsengänge)“.

Ist die Homologie der Unterlippe von Scolopendrella mit der Unterlippe (ad partem) der Hexapoden und dem labium—gnatho-

chilarium (ad partem) der Diplopoden festgestellt, so kann folgende Homologie der Mundgliedmassen und ihrer Derivate bei den obengenannten Gruppen durchgeführt werden:

Hexapoda pterygota.	Symphyla.	Diplopoda.
„Mandibula".	Praemandibula.	Praemandibula.
Gena + mandibulare basale.	Ala cranii + stipes.	Cardo + stipes mandibulae.
Hypopharynx.	Hypopharynx.	Spatola + «Centralzapfen» Verhoeff + «hypopharynx» Verhoeff.
Maxilla 1 paris.	Maxilla 1 paris.	Maxillenanlagen bei Archispirostreptusembryo.
Maxilla 2 paris (labium ad partem).	Maxilla 2 paris („labium").	Gnathochilarium ohne hypostoma.
Postmentum.	Sternum des 1-sten Rumpfsegmentes sammt den beiden Praesternalfalten.	Hypostoma.

Die angeführte Homologie entspricht am meisten den anatomischen und embryologischen Befunden, nachdem M. Robinson vor der paarigen Gnathochilariumanlage noch ein Paar Maxillenanlagen beschrieb, die während der Entwicklung verschwinden. Meine Tabelle der Homologien unterscheidet sich wesentlich von derjenigen anderer Autoren; es scheint mir jedoch, dass die übliche Homologisierung gnathochilarium-maxillae 1 paris der Hexapoden die Folge eines Irrtums ist, indem man das fehlende Segment nicht vor, sondern hinter dem gnathochilarium suchte; die Ergebnisse embryologischer Untersuchungen von M. Robinson sollten den Fehler korrigieren; jedoch hat die Verfasserin eine andere Deutung der embryologischen Befunde vorgezogen, indem sie den Maxillulen von Hansen die Bedeutung von echten Gliedmassen erteilte, was sich mit den embryologischen Befunden in Widerspruch steht.

Was die Frage über die phylogenetische Stellung von Scolopendrella unter anderen Antennaten anbelangt, so sind die Forscher darüber nicht einig: Ryder meint Scolopendrella offenbare in gleichem Maasse eine Verwandschaft mit Hexapoden und Myriopoden, sie

sei der letzte Representant derjenigen Form, von der die Hexapoden abstammen; wegen ihrer Mittelstellung zwischen Myriopoden, Hexapoden und Thysanuren nannte er die Scolopendrelliden Symphyla. Zu der gleichen Meinung, als Ergebniss eines Vergleichs von Scolopendrella mit anderen Antennaten, kommt auch Grassi. Im Gegensatz zu der Meinung der obengenannten Autoren, die bei Scolopendrella kein Vorherschen von Charakterzügen einer gewissen Gruppe finden, glauben Packard und Verhoeff Scolopendrella einer bestimmten Gruppe näher stellen zu können: Packard schliesst sie den Thysanuren an, was von Latzel einer gerechten Kritik unterzogen wurde; Verhoeff folgt Pocock, indem er die Symphylen, Pauropoden und Diplopoden in eine superclassis Progoneata vereinigt und den Opisthogoneata (Chilopoden und Hexapoden) gegenüberstellt. Verhoeff glaubt diese Zweiteilung der Antennaten auf eine breite Basis stellen zu können, indem er eine Reihe von Diagnosen aufstellt. Sehen wir Verhoeffs Diagnosentabelle durch, so fällt uns gleich der erste Satz auf: Mandibelbacken bei Progoneaten stark entwickelt, bei Opisthogoneaten fehlend oder schwach entwickelt und verborgen; aus meinen Auseinandersetzungen über die gena der Pterygoten und den Befunden bei Thysanuren, kann wohl von keinem Fehlen der «Mandibelbacken» geredet werden; aus dem 2-ten Satz ist zu ersehen, dass Verhoeff auf dem Standpunkt von Wood Mason steht, indem er bei Symphylen ein gnathochilarium (?) erwartet; gemäss dem 2-ten Satz gehören die Symphylen tatsächlich den Opisthogoneaten an statt Progoneaten. Im 3-ten Satz sehen wir ein gekünsteltes Zusammenfügen von Zahl der Beinpaare mit Anwesenheit oder Fehlen von Giftkieferfüssen (oder stehen die Kieferfüsse in Korrelation mit der Zahl der Beinpaare?); und sehen wir nun den Satz für die Opisthogoneata an, so tritt die Unnatürlichkeit der Opisthogoneatengruppe erst recht hervor: «Hinter den Unterkiefern folgen entweder mindestens 15 Beinpaare und dann immer auch mit Giftdrüsen ausgerüstete Kieferfüsse, oder die letzteren fehlen und es kommen dann gewöhnlich nur drei wirkliche Beinpaare vor...» So ein entweder... oder... ist wohl nur für Bestimmungstabellen gut, jedoch einer natürlichen Gruppierung zuwider; was jedoch die Beinpaarzahl für sich allein genommen anbelangt, so ist es nicht zu leugnen, dass die Symphylen und Pauropoden den Hexapoden am nächsten stehen. Es kommt nun der 4-te Satz, die von Pocock betonte Lage der Mündung der Genitaldrüsen: bei Progoneaten «am 2 Beinpaar, oder hinter diesem, oder seltener hinter dem 3-ten Beinpaar» (bei Symphylen tatsächlich zwi-

schen den 4-ten Beinen); bei Opisthogoneaten «hinten am Körper vor dem Analsegment»; wir wissen jedoch, dass die Genitalöffnung bei Hexapoden weitaus nicht stets unmittelbar vor dem Analsegment liegt, dass die Oeffnung am 10 Segment und auch wieder am 5-ten Segment liegen kann, und der Verfasser selbst erwähnt von Fällen, wo die Mündungen «weiter nach vorne gerückt» sind. Die ungleiche Lage der Genitalöffnung wie bei Progoneaten, so auch bei Hexapoden führt zu keinem prinzipiellen Unterschied zwischen ihnen; es ist noch in Betracht zu nehmen, dass bei Symphylen unter den Progoneaten die Genitalöffnung am weitesten nach hinten liegt, also die Befunde am nächsten denjenigen von Hexapoden stehen.

Ryder hält die Symphylen für Ahnen der Hexapoden; es war von ihm wohl nicht gemeint, dass nämlich Scolopendrella der gerade Ahne von Hexapoden ist; dagegen sprechen gewisse Organisationszüge der Symphylen der Jetztzeit, die sie als zu specialisierte Formen characterisieren. Scolopendrella kann auch nicht für den geraden Vorfahren der Diplopoden gelten aus dem nämlichen Grunde; es ist eine Mittelform keine Uebergangsform von Hexapoden und Diplopoden. In nächstfolgender Tabelle sind die Organisationszüge am Kopfe von Scolopendrella, welche die letztere den Hexapoden und Diplopoden näher stellen, zusammefassend aufgezählt.

Scolopendrella hat gemeinsam mit den

Hexapoden.	**Diplopoden.**
1. Einförmig gegliederte Antennen.	1. Oberlippe schwach vom clypeus gesondert.
2. Vielgliederige Antennen.	2. Form der Oberlippe.
3. Bau des Postantennalorgans.	3. Crista metopica bildet eine tief eindringende Duplicatur.
4. Articulation der Mandibel mit clypeus.	4. Vorhanden eines Nackenphragmas.
5. Ungegliederte Praemandibeln.	5. Abgegliederte stipites mandibulae.
6. Beschaffenheit des adductor mandibulae.	6. Die Vereinfachung der 2-ten Maxille, Annäherung im Bau dem gnathochilarium.

Hexapoden.	Diplopoden.
7. Grundbau der 1 Maxille.	"
8. Grundbau des hypopharynx.	"
9. Endoskelett des hypopharynx.	"
10. Grundbau der 2 Maxille.	"
11. Neigung des 1 Rumpfsegmentes als Ganzes in den Kopfcomplex einzutreten.	"

Aus dem Vergleich ist zu ersehen, dass Hexapodencharacterzüge in der Organisation des Kopfes von Scolopendrella vorwiegen; jedoch sprechen gewisse Züge im Bau der Scolopendrella gegen eine zu enge Annäherung an die Hexapoden; es steht nur fest, dass der für die Hexapoden typische Bau der kauenden Mundwerkzeugen mit ausgebildeten lobi und palpi auch dem Kopf der Symphylen eigen war und von den ersteren vererbt war. Als primitive Züge der Scolopendrella können folgende gedeutet werden: das Vorhandensein von Nähten und Duplicaturen, die Beweglichkeit des cranium, die Anheftung der Antennenmuskeln hinter dem acron, die noch bewahrte Selbständigkeit des 1-sten Rumpfsegmentes, die Erhaltung des Beinpaares am 1-sten Rumpfsegment.

Объяснение к рисункам.

ERKLAERUNG DER ABBILDUNGEN.

Рис. I. (Abb. I) Scolopendrella vulgaris Hansen.
Kopf in schräger Ansicht von oben und der Seite.
Вид головы сверху и сбоку
Рис. 2. (Abb. 2) idem.
Vorderteil des cranium von der Seite.
Передняя часть черепной капсулы сбоку
Рис. 3. (Abb. 3) idem.
Unterseite des clypeus und des labrum; epipharynx.
Нижняя поверхность clypeus и верхней губы с эпифаринксом.
Рис. 4. (Abb. 4) idem.
Innere Organe des cranium.
Внутренние органы черепной капсулы: слева надглоточный узел, справа мышцы премандибулы и антенны.
Рис. 5. (Abb. 5) idem.
Mandibel.
Мандибула.
Рис. 6. (Abb. 6) idem.
Kopf von unten.
Голова снизу
Рис. 7. (Abb. 7) Cylindrojulus.
Kopf von der Seite gesehen.
Голова сбоку
Рис. 8. (Abb. 8) Stylopyga orientalis.
Kopf von der Seite gesehen.
Голова сбоку.
Рис. 9. (Abb. 9) idem.
Hypopharynx, Endoskelet, Maxilla I paris sammt Muskulatur.
Гипофаринкс, его эндоскелет; maxilla I paris с ее мускулатурой
Рис. 10. (Abb. 10) idem.
Labium, maxilla I paris, stipes mandibulae und Vorderrand vom sternum des ersten Rumpfsegments flach ausgebreitet.

Нижняя губа, maxilla I paris, stipes mandibulae и передний край sternum 1го-туловищного сегмента в распластанном виде.

Bezeichnungen.

a d l—adductor laciniae.
a d p—adductor palpi maxillaris.
a d s t_1—adductor stipitis maxillaris.
a l—ala cranii (—cardo mandibulae).
a n g—(paariger Nackenzapfen). Парный затылочный отросток.
a r c—дуга на нижней стенке clypeus и labrum (clypeolabraler Seitenbogen).

Таблица III.

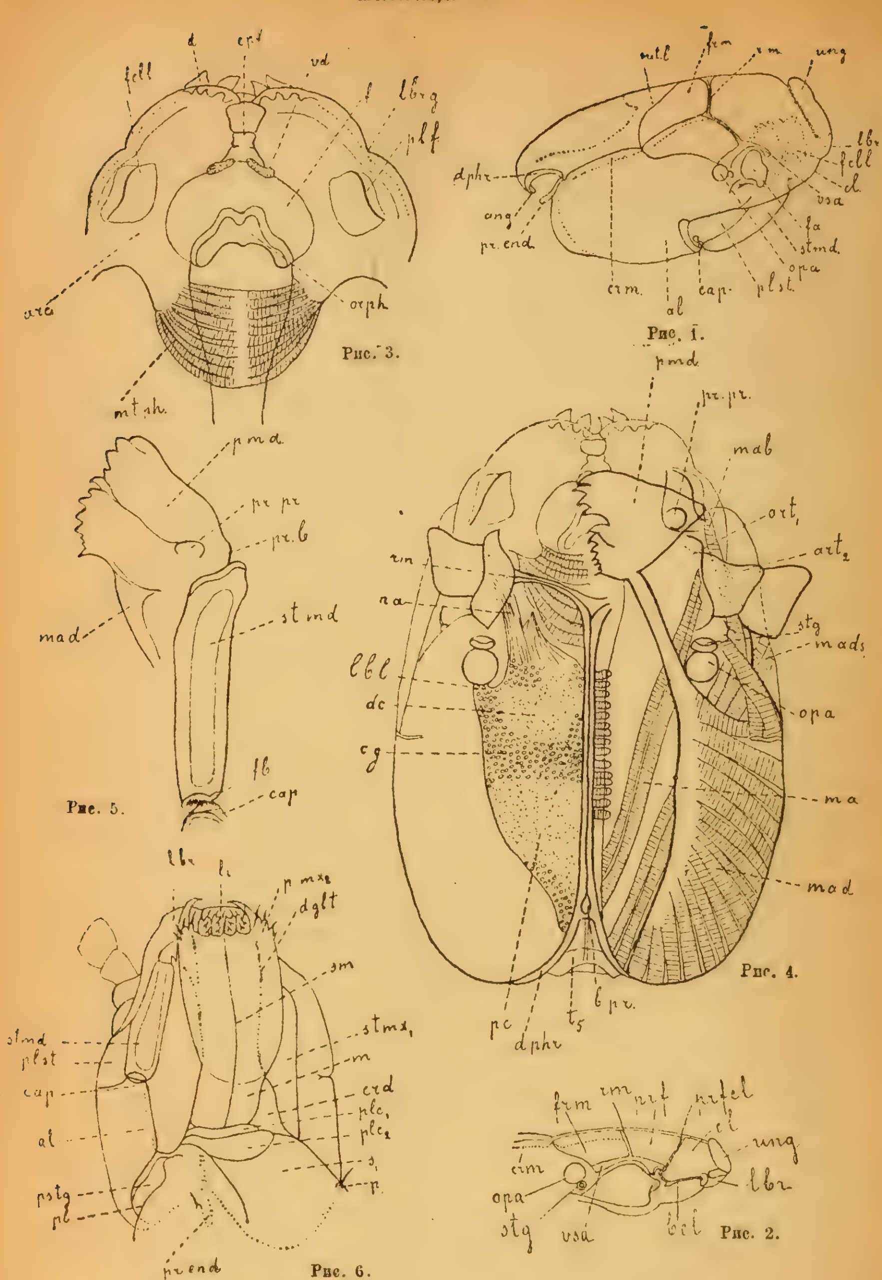


Рис. 1. Рис. 2. Рис. 3. Рис. 4. Рис. 5. Рис. 6.

Таблица IV.

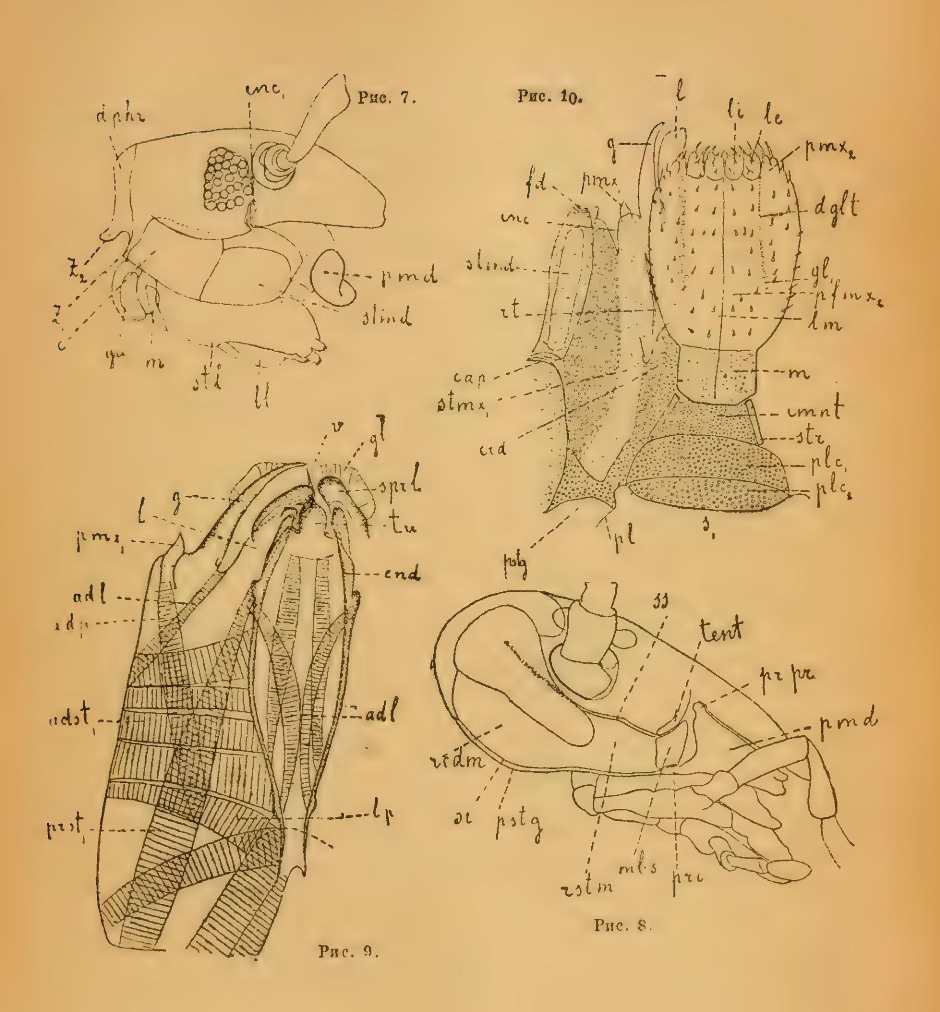


Рис. 7.

Рис. 10.

Рис. 9.

Рис. 8.

a r t_1—(basales Antennenglied). Основной членик усика.
a r t_2—(zweites Antennenglied). Второй членик усика.
b c l—(horizontale Clypeusleiste). Горизонтальный хитиновый стержень clypeus.
b p r—(Abgangsstelle des Nackenfortsatzes). Место отхождения непарного затылочного отростка.
c—cardo mandibulae.
c a p—(Gelenkhöcker des Seitenflügels des cranium). Бугорок для сочленения со stipes mandibulae на крыле cranium.
c g—(Anhäufung gangliöser Zellen an der Grenze von proto—und deutocerebron). Скопление ганглиозных клеток на границе proto—и deutocerebron.
c l—clypeus.
c r d—cardo maxillae I paris.
c r m—crista metopica.
d—(labrale Zähne). Зубовидные отростки верхней губы.
d c—deutocerebron.
d g l t—(Abführungsgang der tubulösen Drüse). Выводной проток трубчатой железы.
d p h r—(Nackenphragma). Затылочная диафрагма.
e n d—(endoskeletaler Balken des hypopharynx) эндоскелет гипофаринкса
e p f—epipharynx.
f—(praepharyngeales Gewölbe) впереди глоточный свод.
f a—(Ansatzstelle der Antenne). Место прикрепления усика.
f b—(basale Gelenkgrube des Mandibelstammes). Сочленовное углубление в основии stipes mandibulae.
f c l l—(Seitengrube des clypeus). Углубление на clypeus для соединения с отростком премандибулы
f d—(distale Gelenkgrube des Mandibelstammes). Сочленовное углубление на дистальном конце stipes mandibulae.
f r m—(mesofrontales Sklerit). Мезофронтальный склерит.
g—galea.
g l—glossa.
g l_1—(gehäufte Drüse). Скученная железа.
g u—hypostoma (gula).
i c l p—(hintere Clypeusgrenze). Задняя граница clypeus.
i m n t—intermentum (Intermentumhaut).
i n c—(Incisur am stipes der 1-sten Maxille). Вырез на краю stipes Maxillae 1 paris.
i n c—incisura lateralis cranii.
I—lacinia
l b l—(Gehirnlappen zum Postantennalorgan). Лопастца надглоточнаго узла, отходящая к постантеннальному органу.
l b r—labrum.
l b r g—(Labrumgrenze). Граница верхней губы.
l e—lobus externus labii.
l i—lobus internus labii.
l l—lamellae linguales.
l m—(Mittelnaht des palpifer). Срединный шов palpifer labii.
l p—(Hinterrand des mentum). Задний край mentum.
m—mentum.

m a—(Antennenmuskeln). Мышцы усика.
m a b—abductor praemandibulae.
m a d—adductor praemandibulae.
m b s—mandibulare basale.
m a d s—adductor stipitis maxillae I paris.
m a d s—adductor stipitis mandibulae.
m t p h—(transversaler Pharynxmuskel). Поперечная глоточная мышца.
n a—nervus antennalis.
o p a—(Aussengebilde des Postantennalorgan). Наружное образование постантеннального органа.
o r p h—Глоточное отверстие (Schlundoeffnung).
p^1—(Fussrudiment des 1 sten Rumpfsegments). Рудиментарная конечность первого туловищного сегмента.
p l c_1—(obere Praesternalfalte). Верхняя престернальная складка.
p l c_2—(untere Praesternalfalte). Нижняя престернальная складка
p l f—(Randfalte der Seitengrube). Краевая складка бокового углубления.
p l s t—(basaler Teil der Verbindungshaut zwischen cranium und stipes mandibulae). Соединительная перепонка cranium и stipes mandibulae.
p m d—praemandibula.
p m x_1—palpus maxillaris.
p m x_2—palpus labialis.
p r b—(basaler Gelenkhöcker der Praemandibel). Сочленовной бугорок в основании премандибулы.
p r e n d—(unpaarer endoskeletaler Nackenfortsatz). Непарный затылочный отросток.
p r f—praefrons.
p r f c l—(schiefe Clypeopraefrontalleiste). Утолщение хитина на границе clypeus и praefrons.
p r i—(unterer Gelenkhöcker der Praemandibel). Нижний сочленовной бугорок премандибулы.
p r p r—(oberer Gelenkhöcker der Praemandibel). Верхний сочленовной бугорок премандибулы.
p r s t—musculus protractor stipitis maxillae I paris.
p s t g—postgena.
r e d m—(Cardoteil der Wange). Часть gena, соответствующая cardo mandibulae.
r m—(vorderer Ast der crista metopica). Передняя поперечная ветвь crista metopica.
r s t m—(Stipesteil der gena). Часть gena, соответствующая stipes mandibulae.
r t—(Chitinleiste an der Grenze von stipes maxillae I paris und subgalea). Хитиновое утолщение на границе stipes и subgalea maxillae.
s_1—(sternum des ersten Rumpfsegments) sternum 1-го туловищного сегмента.
s i—(untere Wangennaht). Нижний шов щеки.
s i n—(mediane Labiumnaht). Срединный шов нижней губы.
s p r l—superlingua.
s s—(obere Wangennaht). Верхний шов щеки.
s t g—stigma.
s t l—stipes gnathochilarii.
s t m d—stipes mandibulae.

s t m x_1—stipes maxillae I paris.
s t r—(Chitinleiste, submentum von Hansen). Утолщенная хитиновая полоска.
s u t l—(schiefe Naht). Косой шов черепной капсулы.
t u—(basaler Zungenwulst). Бугорок в основании glossa.
t_5—(Tergit des Segments der 1 sten Maxille). Тергит 5-го головного сегмента.
t e n t—tentorium (место его отхождения).
u n g—(Labrumnagel). Ноготок верхней губы.
Z—(Seitenfortsatz des cranium). Боковой отросток cranium.
Z_2—(paariger Fortsatz des Nackenphragmas). Парный отросток затылочной диафрагмы.
v—(mediane Längsleiste der Zunge). Срединный валик на поверхности glossa.
vd—(paariger Epipharynxwulst). Парный валик epipharynx.
v s a—(supraantennaler Wulst). Надусиковый валик.

Ein Fall von Flügelverkrüppelung bei Anas boschas (Heteromorphose bei Doppelbildung).

Von L. A. Zenkewitsch.

mit 2 Abb. im Text.

(Aus dem Zoologischen Museum der Moskauer Universisät.)

Die Abb. 1 und 2 zeigen die Ventralseite des Flügels von Anas boschas und die Röntgenaufnahme desselben Flügels. Im Gebiete der Metakarpalia auf der Ventralseite ist ein ziemlich gut entwickeltes «Bein» sichtbar. Es werden anfänglich die Elemente des Flügels beschrieben werden,—späterhin die «Neubildung» selbst.

I. *Die Elemente des eigentlichen Flügels.*

a. *Das Skelett.* Bei Vergleich der Röntgenaufnahme unseres Objcktes (Abb. 2) mit derjenigen des normalen Flügels lassen sich in der Form und Lage der Knochen des eigentlichen Flügels fast garkeine Abweichungen vom Normaltypus nachweisen. Nur der *ulnare* bei dem eine Reihe von Knöcheln, welche das «Bein» bilden, ihren Anfang nehmen, ist stärker als bei normalen Flügeln entwickelt und bildet eine schwach ausgedrückte Gelenkoberfläche mit dem ersten Knöchel der Neubildung. Die Röntgenaufnahme zeigt dieses ziemlich deutlich.

b. *Die Befiederung.* In der Befiederung lassen sich weit bedeutendere Abweichungen vom Normaltypus feststellen. Im Ellenbogengebiet, gleichwie längs der Dorsaloberfläche des Flügelvorderteils weicht die Befiederung in keiner Hinsicht von der Norm ab. Die Ventralseite des Vorderteils, gerade an der Stelle, wo das «Bein» dem

Flügel anliegt ist hingegen bedeutend schwächer befiedert: von allen Deckfedern befindet sich hier nur eine Reihe grosser Deckfedern, die jedoch vollzählig ist. Die mittelgrossen und kleinen Deckfedern fehlen vollständig. Augenscheinlich hemmte die Neubildung ihre Entwickelung.

II. Die Elemente des «Beines».

a. Das Skelett. Vom *Ulnare* an zieht sich längs der metacarpalia und der Flügelfinger eine Reihe von Knöcheln der Neubildung, die



Abb. 1.

einen der Finger des «Beines» bilden. Solcher Knöchel sind 6 vorhanden (Abb. 2). Nimmt man die fünf Terminalknöchel als Phalangen an, so wird der sechste distale Knöchel dem *metatarsalia* homolog. Dieser 6-te Knöchel bildet ein Gelenk mit dem *ulnare* des Flügels und besitzt andererseits ein Gelenk am Distalende, welches sich vom normalen *metatarsalgelenk* unterscheidet: dieses Gelenk gehört zu demselben Typus, den wir zwischen den Phalangen vorfinden. Das «Bein» besitzt noch einen aus drei Phalangen bestehenden

Finger. Diese Phalangen bilden miteinander ein Gelenk und sind ganz unabhängig von den Elementen des Grundfingers (vom metatarsalia). Es ist am geeignetsten den Grundfinger als vierten anzunehmen; dann entspricht der andere Finger dem zweiten Finger, während der erste und der dritte Finger fehlen. Beide Finger des «Beines» besitzen gut entwickelte Krallen und sind durch eine Schwimmhaut



Abb. 2.

miteinander verbunden. Das ganze «Bein» ist schwarz gefärbt. Die Lage und Grösse der Schuppen des «Beines» weicht von der Norm nur insofern ab, als die grossen Dorsalschuppen des 4-ten Fingers auf die Ventralseite zu den Federkielen verschoben sind.

b. *Die Befiederung.* Die Elemente des «Beines» sind folgendermassen befiedert: längs der Kante des Hauptfingers (des 4-ten) sind 7 Schwungfedern gelegen, die von der Dorsalseite von 7 Deckfedern bedeckt

werden. Von der Ventralseite fehlen die Deckfedern gänzlich. Am «Bein» nehmen sie folgende Lage ein: An den *metatarsalia* schliessen sich 3 Schwungfedern an, an die erste Phalanx gleichfalls drei, während sich an die zweite Phalanx eine Feder anschliesst. Ausserdem besitzt die 2-te Phalanx terminell noch eine kleine Feder und die 3-te Phalanx, gleichfalls terminell, 2 kleine Federn mit zwei noch kleineren Zusatzfedern. Bei Vergleich mit der Normallage der Schwungfedern in den Flügelelementen erweist sich fast volle Analogie, die nur durch die Feder der 1-ten Phalanx des «Beines» gestört wird; doch ist die Zugehörigkeit dieser Feder zur 1-ten Phalanx nicht unbedingt.

Als ich den obenbeschriebenen Fall in das System der Verkrüppelungen einsetzten wollte, schien es mir möglich ihn in als einen Fall von *Doppelbildungen* aufzufassen. Unter Doppelbildung versteht man Fälle, wo infolge etwaiger Störung der Histogenesis bei Formierung eines einzelnen Teiles des Organismus, eine Spaltung dieses Teiles in zwei Hälfte erfolgt und sich somit ein Doppelorgan bildet, dessen beide Hälften gegenseitig Spiegelbilder vorstellen. Es sind viele Verkrüppelungen von diesem Typus bei allen Gruppen der Tiere und fast in allen Organen beschrieben worden. Unser Fall ist jedoch der einzige und ausnahmsweise interessant als ein Fall einer Doppelbildung. Er würde jegliches Interesse verlieren, wenn die «Neubildung» nicht ein «Bein», sondern einen Flügel vorstellte. Das Vorhandensein des «Beines» spricht dafür, dass wir es mit einem Fall von Heteromorphose zu tun haben und dass im Keim des Flügels Potentialitäten zur Bildung nicht nur der vorderen, sondern auch der hinteren Extremität voraussetzen sind. Hierauf kann man erwidern, dass die «Neubildung» ursprünglich an der hinteren Extremität durch Doppelbildung entstanden und erst späterhin der Keim zur vorderen Extremität übertragen worden ist[1]. Solche Fälle von «Keimemigration» sind ziemlich gewöhnlich. Jedoch ist die Lage der Neubildung im Falle einer Keimemigration ganz willkürlich und die Knochenelemente liegen unmittelbar in der Muskulatur ohne Zusammenhang mit den übrigen Skeletteilen. Bei unserem Objekt sehen wir vor allem, dass der *ulnare* eine Gelenkoberfläche besitzt und dass die Elemente des «Beines» und des Flügels sehr harmonisch zu einander verteilt sind. Der *metatarsalia* und der *metacarpalia* nehmen ihren Anfang in ein und demselben Punkt. Zweitens, ist die «Neubildung» mit Federn

[1]) Eine solch Erwiderung wurde mir bei meinem Referat im Zoologischen Abteilund der Gesellschaft für Naturkunde, Anthropologie und Geographie von Prof. Severtzoff gemacht.

versehen, die in derselben Reihenfolge wie im Flügel liegen. Diese Tatsachen erlauben uns anzunehmen, dass wir es mit einer Doppelbildung des eigentlichen Flügels bei gleichzeitiger Heteromorphose zu tun haben: die «Neubildung» weist sowie Bein- als auch Flügelkennzeichen auf.

Zu ersteren gehören die Knochenelemente, Schwimmhaut, Schuppen und Krallen, zu letzteren—die Befiederung.

Richtiger ist es sogar die Heteromorphose an erster Stelle zu rechnen. Es handelt sich um eine *Heteromorphose bei Doppelbildung.*

Случай уродства крыла домашней утки (Anas boschas).

Л. А. Зенкевич.

(Из Зоологического музея Московского Университета.)

В настоящей заметке описывается чрезвычайно редкий случай уродства крыла утки. На внутренней стороне крыла имеется довольно развитая лапка, расположенная в области метакарпальных костей. Фотогр. 1 и 2 изображают вид крыла с нижней стороны и рентгеновский снимок с него же. *Само по себе* крыло мало отличается от нормального: в скелете уклонением является только сочленовная поверхность на ulnare; в оперении—отсутствие средних и малых кроющих в том месте, где к крылу прилежит новообразование. «Лапка» состоит из двух пальцев (2-й и 4-й), при чем 4-й состоит из пяти фаланг, 2-й—из 3-х. Кроме того имеется metatarsalia, сочленяющаяся с ulnare крыла, и коготки на концах. Между пальцами натянута плавательная перепонка. «Лапка» несет оперение из маховых и кроющих перьев, при чем число и расположение маховых перьев соответствует таковому на нормальном крыле.

Автор считает, что данный случай надо отнести к двойным уродствам с появившимся при этом гетероморфозом. Очевидно в зачатке передней конечности скрыта способность и к образованию задней конечности.

Культивирование in vitro ткани сердца куриного зародыша.

А. Румянцев.

с 2 рисунками в тексте.

(Из Кабинета Эмбриологии и Гистологии 1-го Московск. Государственного Университета.)

В течение 1919—1920 г.г. в Киевском Бактериологическом Институте, а затем в Москве мною было поставлено 6 серий опытов по культивированию in vitro развивающегося сердца куриного зародыша. Развивающееся сердце было выбрано для наблюдений по следующим соображениям. Во-первых, развивающаяся сердечная мышца в ранних стадиях содержит большое количество гликогена, и мне представлялось интересным проследить его дальнейшую судьбу при росте ткани, особенно отношение к жировой метаморфозе, и попытаться установить, конечно морфологически, связь между ритмическими сокращениями сердечной мышцы и количеством находящегося в ней гликогена. Во-вторых, в доступной мне литературе я не нашел сколько-нибудь точных описаний морфологических структур ткани растущего in vitro миокарда *).

Методика была обычна. Маленький кусочек, а иногда все сердце целиком, асептически взятые из 4—6-дневного эмбриона, помещались в каплю плазмы по методу Carrel'я. Всего в 6 сериях было приготовлено до 40 отдельных культур, из них 18 были зафиксированы и разложены на срезы. Кроме плазмы курицы, как среда употреблялись разбавленные плазмы лошади, кролика и собаки. При применении гетерологических плазм рост тканевых культур несколько замедлялся, патологических явлений при этом не наблю-

*) Мои литературные сведения по тканевым культурам in vitro ограничиваются 1918 годом. О новейших работах в этой области я, к сожалению, знаю, главным образом, по рефератам.

далось. Из гетерологических плазм лучшие результаты, судя по быстроте и интенсивности роста, дала плазма лошади. Значительного замедления роста в кроличьей плазме, как это имело место в опытах Lamert'a и Hanes'a [1]), повидимому, не происходило.

Как указывалось ранее многими авторами, кусочки миокарда, помещенные в плазму, продолжают ритмически сокращаться. Burrows [2]) был первый, более подробно описавший это явление. Для своих наблюдений Burrows брал кусочки сердца куриного зародыша разного возраста: у более ранних эмбрионов ($2^1/_2$—4 дня) эксплантировалось все сердце целиком, от 10-тидневных эмбрионов —небольшой кусочек. Сердце эмбрионов ранних стадий ритмически сокращалось в плазме, давая 50—120 сокращений в минуту; то же наблюдается и для кусочков предсердий, взятых у эмбрионов более поздних стадий. Кусочки желудочка 10-тисуточных и старших в культурах вовсе не сокращались. Ритм сокращения оставался правильным только в течение 3—4 дней, сменяясь в дальнейшем неправильными сокращениями, продолжавшимися иногда до 17 дней, а в культурах, где среда освежалась, до 30 дней. Levaditi и Mutermilch [3]) в своих опытах пришли, однако, к несколько иным результатам. Они указывают, что частота сокращений варьирует у различных фрагментов сердца. После продолжительного периода покоя кусочки могут вновь начинать сокращаться. Максимум сокращений 104, минимум—4 в минуту. Если среда не возобновляется, после 5 дней все кусочки прекращают пульсировать,—при перенесении же в свежую плазму сокращения начинаются вновь. Несколько позднее Mutermilch и Rzetkowski [4]) показали, что ритмические сокращения наблюдаются не только в гомологических, но и гетерологических плазмах. Сокращения могут начинаться не сразу после приготовления культур, а через 1 или даже, в некоторых случаях, через 6—8 дней. Маленькие кусочки сокращаются лучше, чем большие. При сокращении в каждом кусочке можно наметить один центр пульсации.

---

[1]) Lambert und Hanes. Beobachtungen an Gewebskulturen in vitro. Virchows Archiv. B. 211 1913.

[2]) Burrows M. T. Rhythmische Kontraktion der isolierten Herzmuskelzelle ausserhalb des Organismus. Münch. Medizin. Wochenschr. № 27, 1912.

[3]) Levaditi et Mutermilch: Contractilité des fragments de coeur d'embryon de poulet in vitro. C. R. Soc. Biol. T. 74. 1913.

[4]) Mutermilch und Rzetkowski. Die Kultur der Gewebe in vitro. Nowiny lekarskie: № 12: 1913 (Zeitschrift für Immunitätforschung. Referate: B 8. 1914).

Мои наблюдения вполне подтверждают наблюдения последних авторов. Маленький кусочек или все развивающееся сердце пульсируют как в гомо-, так и в гетерологических плазмах. Частота пульсации различна у разных кусочков и находится, повидимому, в зависимости не только от t°, но и от плотности свернувшейся плазмы. Однако сердце 3 — 4-дневных эмбрионов сокращается чаще, чем 5—8-дневных. На 2—3 день ритмически правильная пульсация прекращается, сменяясь неправильными, иногда очень редкими сокращениями, на 5 день сокращения совершенно прекращаются. В гетерологических плазмах в общем сокращения имеют более замедленный ритм и прекращаются раньше, чем в плазмах гомологических, однако в плазме лошади продолжительность сокращения без обновления среды была почти одинакова с продолжительностью в плазме курицы. В плазме кролика и собаки сокращения прекращались на 2-й, максимум на 3-й день. После остановки пульсации обычно начинался более интенсивный рост; но в некоторых культурах интенсивность роста находилась вне зависимости от пульсации,—пульсирующие кусочки дали хороший рост уже на 1—2 день, и этот рост не прекращался до конца пульсации.

Описаний гистологических изменений растущей in vitro сердечной мышечной ткани мы в упомянутых работах почти не находим. Mutermilch и Levaditi, Mutermilch и Rzetkowski в зоне роста наблюдали появление веретенообразных клеток. Количество этих веретенообразных элементов быстро увеличивается, и при исследовании с помощью кино кажется, что отдельные фибробласты врастают в плазму, скользя друг над другом и (Comandon, Levaditi, Mutermilch) [5]) прогрессивно выпячиваясь. Веретенообразные фибробласты дают по периферии отростки иногда раздвоенные. Бо́льшая часть клеток в зоне роста анастомозирует друг с другом, однако некоторые обособляются и лежат отдельно. Постепенно с ростом ткани протоплазма клеток делается более зернистой, и в клетках появляются сильно преломляющие свет гранулы. Повидимому клетки делятся кариокинетически.

Burrows различает 2 периода в образовании зоны роста. Первый характеризуется выхождением клеток эксплантированного кусочка в окружающую плазму, второй—делением их и дальнейшей дифференцировкой. Первый период начинается к концу первых

---

[5]) Comandon. J. Levaditi C., Mutermilch S. Etude de la vie de la croissance des cellules in vitro a l'aide de l'enregistrement cinématographigue. C. R. Soc. de Biologie T. 74. 1913.

суток и продолжается до 5 дней, а иногда до 2-х недель. Во всех культурах этот период отмечается образованием синцитиального переплета вокруг эксплантата и выхождением большого количества клеток, которые Burrows считает клетками мускульными.

В течение второго периода происходит длительное размножение клеток и их дифференцировка. Рост характеризуется делением ядер и увеличением протоплазмы клеток—вернее синцитиальной плазмы. В зоне роста Burrows наблюдал, как некоторые новообразованные клетки, отделившись от общей массы, начинали ритмически сокращаться. Пульсация таких изолированных клеток была отлично заметна в одной культуре на 5-й и в другой на 14-й день—после приготовления. Кроме того Burrows наблюдал, что клетки могут двигаться, ритмически пульсируя, вне всякой зависимости от сокращения всего синцития. Изолированные клетки веретенообразны, с закругленным одним концом, в то время как другой вытянут в два отростка. К вытянутым отросткам пристают толстые фибриновые нити. Форма единственного ядра такой клетки слегка изменена небольшим вдавлением протоплазмы вблизи ядра. Протоплазма мелкозерниста или пениста, с перинуклеарной, сильно преломляющей свет зернистостью. Другие клетки, обычно встречающиеся в зоне роста,—клетки типично мезенхиматозные, не сокращающиеся.

Более подробных описаний в доступной мне литературе я не нашел. Появление отдельных клеток и их ритмическое сокращение наблюдали Кронтовский и Полев [6]), но не дали подробного их описания. Другие же авторы—Levaditi и Mutermilch, Mutermilch и Rzetkowski—наблюдений Burrows не подтвердили: в поставленных ими культурах они, как указывалось выше, особых — и притом пульсирующих—клеток, отличающихся от остальной массы, не замечали.

Свои наблюдения я начал с изучения строения нормально развивающего сердца на тех стадиях, которые послужили для эксплантирования.

Известно, что у Anamnia первичная закладка сердца парная—зачатки располагаются по бокам средней линии. Несколько позднее зачатки сливаются, образуя первичный пузырек, начинающий пульсировать. Зачатки собственно миокарда

---

[6]) Кронтовский А. и Полев Л. Метод тканевых культур. Общий очерк и техника. Киев, 1917.

по своему происхождению возникают, повидимому, из спланхноплейры. После слияния сердечный пузырек покрыт тонкой целомической стенкой. У 6—7-дневного эмбриона сердце представляет конической пузырек, лежащий впереди закладывающейся печени, под которым виднеется как темная полоска аорта. Как совершенно верно описал Duesberg [7]), элементы спланхноплейры в очень ранней стадии образуют один ряд кубических клеток, расположенных не плотно, а анастомозирующих своими отростками. Присутствие этих анастомоз сообщает спланхноплейре лакунарный характер. На более поздних стадиях число и величина лакун увеличивается, а клетки начинают располагаться в несколько рядов, меняя свою форму. Они неправильной формы, звездчаты—«L'ensemble constitue un vaste réseau protoplasmatique, dans lequel il ny a plus traces de limite cellulaires». Синцитиальная структура миокарда описывалась согласно и другими авторами, исследовавшими развитие сердца (Godlewski [8]) Schlater [9]) и друг.). По Годлевскому стадия синцития выступает позднее—вначале миобласты независимы друг от друга. Уже на ранних стадиях Годлевский различает не только пери- и эндокардий, но и два слоя в миокарде. Слой миокарда, прилегающий к перикарду, развивается в дальнейшем более интенсивно и представляет зону, в которой эмбриональная ткань превращается в сердечно-мышечную.

Мои наблюдения над строением развивающегося сердца всецело подтверждают наблюдения Duesberg'a. Начиная с ранних стадий закладки и кончая дифференцировкой миофибриллей, миокард представляет лакунарный синцитий. Отдельных клеточных элементов мне видеть не пришлось. Протоплазма синцитиальной закладки всегда слабо базофильна. Ядра слегка вытянуты и ничем не отличаются от ядер обычных мезенхиматозных клеток, особенно у 3-дневных эмбрионов. В начале развития сердца вплоть до 7-х суток трудно, или вернее почти невозможно, провести границы отдельных участков, которые описывал для тех же стадий Годлевский. При обработке по методу Беста (Best) в лакунах синцития всегда обнаруживается гликоген. На препаратах гликоген выкрашивается

---

[7]) Duesberg J. Les chondriosomes des cellules embryonnaires des poulets. Arch. f. Zellfor. B. 4. 1910.

[8]) Godlewski E. Die Entwickelung des skelet und Herzmuskelgewebe des Säugetiere. Arch. Mikrosk. Anat. B. 60. 1902.

[9]) Schlater. Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe. II. Die Myofibrille des embryonalen Huhnerherzens. Arch. f. mikrosk. Anat. B. 69. 1907.

в виде глыбок различной величины и неправильной формы, выполняющих сплошь лакуны и мелкие вакуоли синцития. Общее количество гликогена велико. Так как достаточно недолгого пребывания препарата в воде, чтобы гликоген исчез совершенно, его нужно отнести к очень легко растворимым гликогенам. После удаления гликогена ткань приобретает типичный лакунарно-сетчатый характер, как и после фиксаторов, имеющих в своем составе воду. Мне не удалось проследить начальных моментов появления гликогена в большом количестве; в зачатках спланхноплейры он имеется в незначительных количествах, как и в любом участке мезенхиматозной ткани. У 2-дневного эмбриона глыбки гликогена не велики и окрашиваются по методу Беста не так интенсивно, как это можно наблюдать на препаратах из 4—7-дневного эмбриона. Хотя мои наблюдения и не позволяют с точностью установить появление гликогена, однако я склонен допустить, что он появляется не в плазматических участках, прилегающих к ядрам синцития, а начинает откладываться в мелких вакуолях при расхождении клеточных элементов в течение развития. На 3—4 сутки в синцитиальной плазме миокарда из мелких зернышек начинают формироваться примитивные мышечные фибриллы.

Для эксплантирования я брал развивающееся сердце только что описанных ранних стадий. К концу первых суток иногда вокруг некоторых кусочков можно было наблюдать густую зону роста. У других интенсивный тканевой рост наблюдался только к концу 2—3-х суток. В образовании зоны участвуют сразу комплексы клеток, а не отдельные клетки. Клеточные комплексы наружной части кусочка—и соответственно всего сердца—взрыхляются вследствие появления между ними все увеличивающихся промежутков, и такие взрыхленные участки начинают врастать в окружающую плазму. Очень редко мне удавалось видеть отхождение отдельных клеток, но и тогда они находились в связи друг с другом или с основным кусочком посредством тонких, порой довольно длинных отростков. Ядра отходящих клеточных групп имеют уже иной характер: они вытягиваются, делаясь эллипсовидными. На периферии зоны роста можно наблюдать энергичное амитотическое размножение ядер. Оно начинается обычно на 2 сутки, в то время как кариокинезы появляются позднее. На 3—4 сутки, когда зона роста достаточно хорошо выражена, она принимает вид типичного разрыхленного синцития, лучистым венчиком охватывающего со всех сторон эксплантированный кусочек. Форма плазматических участ-

ков, прилегающих к ядрам, чрезвычайно разнообразна: то звездчата, то неправильно отросчата, но по большей части вытянута веретенообразно (рис. 1). Отростки между отдельными элементами длинны и всегда анастомозируют друг с другом. В тех случаях, когда

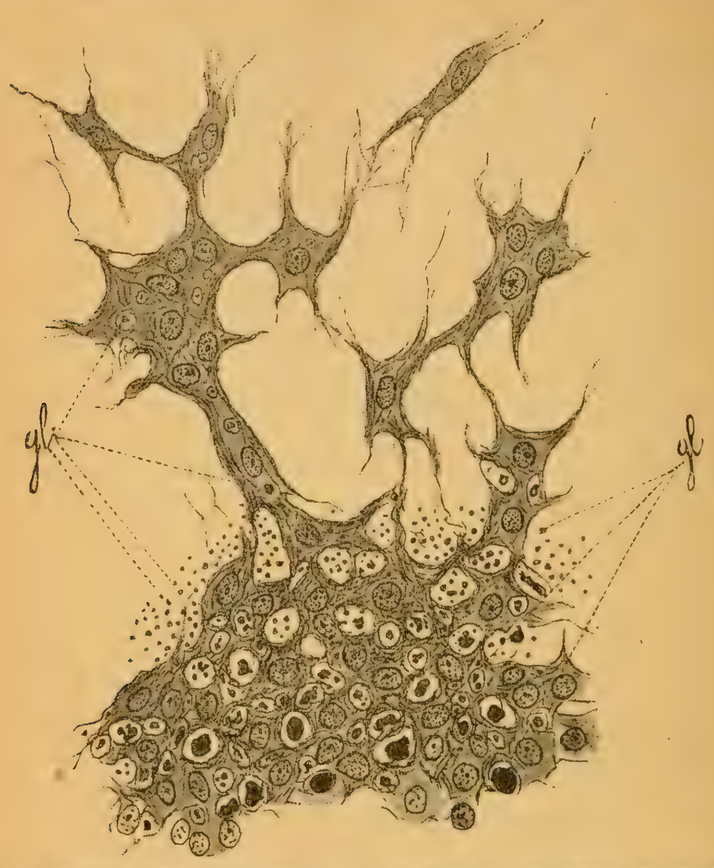


Рис. 1. 5-дневная культура сердца 4-хсуточного эмбриона в лошадиной плазме. Фиксация—жидкость Корнуа, окраска по методу Беста. Рисунок представляет часть среза через стенку развивающегося сердца с врастающими в плазму синцитиальными группами клеток. В вакуолях синцитиальной мышечной ткани глыбки гликогена (gl), окрашенные кармином. Вытолкнутый из кусочка при сокращении гликоген лежит в плазме вокруг кусочка в виде маленьких округлых глыбок. Ок. 4. Об. DD. Zeiss.

рост клеточного комплекса идет по поверхности покровного стекла, клетки уплощаются, их плазматические тела почти сливаются в одну общую массу. При рассматривании удачного среза, прошедшего через эту разросшуюся по покровному стеклу ткань, получается

впечатление плоского эпителия. Отметим еще один интересный факт,—иногда в вытянувшихся клетках можно сосчитать до 3—4 ядер, лежащих друг за другом.

По своей морфологической структуре клеточные элементы зоны роста напоминают мезенхиматозную ткань, почти ничем не отличаются от обычных фибробластов, описанных Максимовым [10]) для культур фибробластов из рыхлой соединительной ткани. Различие только в том, что в зоне роста эксплантированного эмбрионального сердца нам не приходилось видеть—совершенно обособленных клеточных элементов, подобных тем, которые описывает Максимов. В культурах стареющих плазма вытянувшихся фибробластов становится по краям как бы бородавчатой и начинает окрашиваться более интенсивно основными красками. На 3—4 сутки в синцитиальной плазме, главным образом вблизи ядер, начинает накопляться нейтральный жир (Кронтовский и Полев [11]), Максимов и друг.). При обработке фиксаторами, растворяющими жиры, в плазме остаются вакуоли. Однако не все вакуоли происходят от растворения наполнявшего их жирового вещества: они попадаются и при применении фиксаторов, хорошо консервирующих жиры. Иногда появление их можно наблюдать в только что начавших врастать в плазму клеточных группах. При обработке по методу Беста можно убедиться, что в этих вакуолях залегает гликоген. По мере отхождения от основного кусочка глыбки гликогена, повидимому, растворяются. В синцитиальной плазме зоны роста, прилегающей к эксплантату от гликогеновых глыбок, первоначально довольно больших, остаются только очень небольшие зернышки, лежащие в центре вакуолей (рис. 2 gl).

В культурах стареющих (7—9-дневных) мне не удалось обнаружить гликоген в синцитиальной плазме зоны роста, несмотря на самую тщательную методику. Повидимому, клетки при своем росте в тканевых культурах не накапливают гликогена и не могут потреблять так или иначе тот гликоген, который постоянно попадает в плазму из кусочка при его сокращениях. Выпавший из кусочка гликоген долгое время остается в плазме мелкими зернышками

---

[10]) Максимов А. О культивировании in vitro соединительной ткани млекопитающих. Русский Архив Анатомии, Гистологии и Эмбриологии. Т. I. 1916.

[11]) Кронтовский А. и Полев Л. О липоидах в тканевых культурах и в аутолизированных тканях. Труды Киевск. Бактер. Институт. а также Zieglers Beiträge. B. 58. 1914.

(каплями?), располагаясь вокруг (рис. 1 gl) эксплантанта *). Как уже отмечено выше, мне не удалось видеть в приготовленных мною культурах пульсацию отдельных клеток. Сокращение же в зоне роста я склонен считать только пассивной пульсаций. Зона пульсирует, увлекаясь механически ритмическими сокращениями эксплантата. Чем больше зона роста, тем менее заметна ее пульсация, и чем быстрее она разрастается, тем скорее прекращается пульсация самого кусочка.

При сравнении препаратов из культур, зафиксированных до момента прекращения пульсации, не трудно убедиться, что коли-

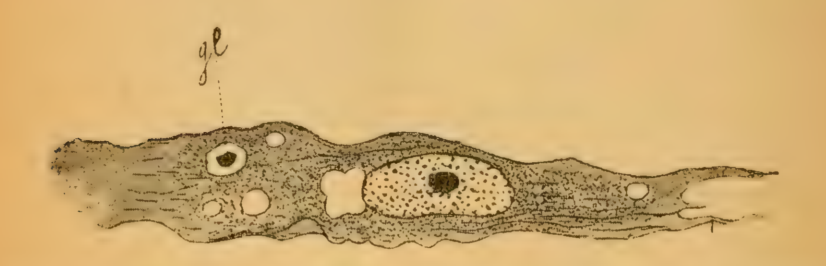


Рис. 2. Отдельная клетка из зоны роста. 3-хдневная культура 5-тидневного эмбриона. Фиксация: спирт 96°+уксусная кислота, окраска по методу Беста. В плазме клетки одна вакуоль с переваривающейся глыбкой гликогена, остальные вакуоли произошли, повидимому, от растворения находившихся в клетке жировых веществ. Com. oc. 8, ob. 2 mm. Zeiss. Слегка уменьшено.

чество гликогена в основном кусочке заметно уменьшилось. Глыбки гликогена не заполняют вакуолей сплошь, как в нормальных случаях, края их иногда окрашиваются слабее, в больших вакуолях залегают только небольшие неправильной формы глыбки,—одним словом, вся картина указывает на быстрое потребление гликогена. К сожалению, мне не удалось по чисто внешним условиям, а главное за отсутствием средств и технических приспособлений, приготовить препараты из тканевых культур после обновления среды, когда пульсация возобновляется вновь.

Упомяну еще об одной серии окрасок.

---

*) Отмечу, что в тканевых культурах из эмбриональной соед. тк. мне не приходилось ни разу обнаружить гликоген, хотя для этой цели мною был окрашен по методу Беста не один десяток препаратов, приготовленных из различных культур. Культуры куриного эмбриона из печени тоже дали отрицательный результат.

Культуры фиксировались по методу, употреблявшемуся Бангом (I. Bang)[12]) для одновременного сохранения в препарате гликогена и хондриозом, и по методу (Ziegelwalner) Цигельвальнера, слегка модифицированному мною *) для обнаруживания нейтрального жира и гликогена. Хотя мне не удалось получить достаточного количества решающих препаратов (после окраски по методам Беста, Бенда, Альтманна), однако кое-какие наблюдения можно было сделать. Как и следовало ожидать, между гликогеном и жиром, постоянно откладывающимся в клетках зоны роста, морфологической связи не намечается. Вокруг вакуолей с исчезающим гликогеном не появляется жировых капель. Накопление жира происходит вне всякой зависимости от содержания в плазме клеток гликогена. Повидимому, и между гликогеном и хондриозомами связи нет, как это показали на клетках печени Bang и Sjowal.

Подводя итог описанным выше наблюдениям как in vivo в культурах, так и на окрашенных препаратах мы должны признать:

1. Синцитиальная ткань ранних стадий развития сердца куриного эмбриона обнаруживает хороший рост in vitro. При разрастании ткани несомненно происходит процесс передифференцировки, в результате которого ткань приобретает более простой характер. Передифференцирование начинается с разрыхления синцития и кончается полным исчезновением из плазмы типичных, закладывающихся довольно рано, примитивных сократительных фибриллей, а также гликогена из вакуолей. В этом отношении наши наблюдения находятся в полном согласии с наблюдениями Шампи (Champy[13]) и отчасти Фута (Foot)[14]), особенно первого из них. Шампи мог убедиться на самом разнообразном материале, что в тканевых культурах всегда происходит дедифференциация клеток—анаплязия.

---

[12]) Bang I. und Sjovall E. Studien über Chondriosomen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Ziegler. Beitr. B. 62, 1916.

*) Описание этого метода будет дано мною в другом месте.

[13]) Champy. Réapparition d'une proliferation active dans les tissus différenciés. d'animaux adultes cultivés en dehors de lorganisine. C. R. Soc. d Biol. T 75. 1913.

Он же. Notes de biologie cytologigne. Quelques résultats de la culture des tissus. I Generaliter, II de muscle lisse. Archives de Zoolog. Etper. T. 53. 1913—14.

Он же. Laprésence d'un tissu anfogoniste maintient la differenciation d'un tissu cultivé dehors de l'organisme. C. R. Soc. d. Biol. T. 76. 1914.

[14]) Foot N. The growth of chicken bone marrow in vitro and its bearing on haematogenesis in adult life. Jour. of experiment. Medicine. V. 17. 1913.

Растущая ткань совершенно однородна по своему морфологическому строению и почти ничем не отличается от фибробластов обычных соед.-тканных культур. Никаких особых мышечных клеток, подобных тем, которые были описаны Burrows, ни в одной из просмотренных мной культур не наблюдалось.

Начавшая специализироваться мышечная ткань сердца превращается в обычную мезенхиматозную ткань, и ее элементы не отличимы в культуре от элементов соед. ткани, всегда попадающей вместе с сердцем при эксплантации.

2. Количество гликогена, находящегося в лакунах синцитиальной мышечной ткани развивающегося сердца, быстро уменьшается в пульсирующем кусочке.

В зоне роста гликоген исчезает в самых начальных стадиях врастания клеток в плазму. После потребления гликогена в клетках остаются вакуоли. Подтверждением этому служит нахождение и окрашиваемость гликогеновых глыбок. Вблизи кусочка гликоген в растущей ткани окрашивается хорошо, но глыбки его малы (рис. 1 2). Несколько отступя, глыбки его делаются маленькими, окрашиваемость незначительна. В ткани, культивированной 4—5 дней in vitro и совершенно утерявшей свой первоначальный характер, гликогена обнаружить никогда не удается. Вообще, едва ли можно ожидать накопления гликогена в мезенхиматозной ткани, растущей in vitro, так как и в норме в эмбриональной соединительной ткани гликоген имеется в виде мельчайших зернышек (Глинка [15]). Наличие интенсивной жировой метаморфозы отчасти подтверждает высказанное предположение.

Эта работа первоначально была начата совместно с проф. А. А. Кронтовским, любезно познакомившим меня с методикой тканевых культур, за что я и приношу ему мою сердечную благодарность.

---

[15]) Глинка Е. О гликогене в эмбриональных тканех Биолог. Жур. Т. 2. 1911. Biol. Zeitschr. B. 1911.

Gewebekulturen eines Hühnerembryoherzens in vitro.

A. Rumianzew.

(mit 3 Textabbildungen):

(*Aus dem Kabinet für Embryologie und Hystologie der Universität. Moskau*).

Während der Jahre 1919 (im Bacteriologischen Institut von Kieff) und 1920 (in Moskau) habe ich 6 Serien von Experimenten, die 40 einzelne Gewebekulturen eines 4 bis 6 Tage alten Hühnerembryoherzens umfassen, ausgeführt. Die übliche Arbeitsmethode wurde von mir angewandt. Als umgebendes Milieu wurde ein homo- und hetorologisches Plasma benutzt (vom Pferde, Kaninchen oder Hunde). Das ins Plasma explantierte embryonale Hühnerherz schlug weiter fort (Burrows, Levaditi, Mutermilch, Rzetkowski u. and.) Bei den verschiedenartigen Stückchen variiert die Zahl der Pulsationen von 4 bis 104 in Minute (Levaditi, Mutermilch). Der Rythmus der Pulsation ist nur während der ersten 3—4 Tage regelmässig.

Meine Experimente stimmen mit den Angaben der letzten Autoren ganz überein. Die Quantität der einzelnen Kontraktionen des Explantates in der Minute, hängt von der Grösse des Fragments, der Temperatur und der Dichtheit des Plasmas und ist auch äusserst variabel. Es pulsiert allein der Explantat, die Wachstumszone wird aber nur mechanisch in diese Pulsation hineingezogen. Es existiert auch keine Beziehung zwischen dem Gewebewachstum und der Pulsation, obwohl, nachdem letztere geendet hatte, die Wachstumsintensität gesteigert wurde.

Die Entstehung der Wachstumszone fängt mit dem Auflockern der Ränder des Syncytialgewebes des Myocards. Das Hineinwachsen geht durch einzelne Zellkomplexe, die mit einander anastomosieren. Es wurde weder ein Hineinwachsen noch eine Auswanderung der einzelnen Zellen bemerkt. In dem hineinwachsenden Gewebe kann man sowohl amitotische wie mitotische Kernteilungsfiguren treffen. Die ausgewachsene Zone unterscheidet sich beinahe in gar nichts von den Mesenchymgeweben die gewöhnliche Kulturen des Bindegewebetypus characterisieren (Abb. 1 p. 227).

Es entsteht, ohne jeden Zweifel ein Umdifferenzierungsprocess bei dem Wachsen des Gewebes in vitro; als Resultat dessen das Gewebe in der Wachstumszone einen einförmigen Character annimmt. Nachdem

das Lockerwerden des Syncytialgewebes des Myocards angefangen hat, endet die Umdifferenzierung mit einem völligen Verschwinden der typischen primitiven Myofibrillen und des Glykogen aus den Vacuolen und Lacunen. In dieser Hinsicht sind unsere Beobachtungen in vollem Einklange mit denen Champy's und auch teilweise mit denen von Foot.

Champy hatte sich auf verschiedenem Material überzeugen können, dass in den Gewebekulturen immer eine Dedifferentiation der Zellen, eine Anaplasie zu Stande kommt.

Das wachsende Gewebe unterscheidet sich in seiner morphologischen Structur in garnichts von den gewöhnlichen Fibroblasten der Bindegewebekulturen. Die besonderen Muskelzellen die von Burrows beschrieben wurden, habe ich in keiner einzigen von meinen Kulturen beobachtet. In den Fällen aber, wo mit dem Herzen zusammen ein gewöhnliches embryonales Gewebe, welches in den Kulturen guten Wachstum aufwies eingesetzt wurde, war es ganz unmöglich das sich entwickelnde Gewebe des Myocards von den typischen Fibroblasten zu unterscheiden. Die Quantität des Glykogen, welches die Lakunen des syncytialen muskulösen Gewebes, des sich entwickelnden Herzens ausfüllt, verkleinert sich schnell in den pulsierenden Stückchen. In der Wachstumszone verschwindet das Glykogen gleichanfangs schon bei den ersten Stadien der in das Plasma hineinwachsenden Zellen. Nachdem das Glykogen ausgenutzt ist, bleiben in den Zellen Vacuolen. Letzteres kann durch das Vorhandensein gefärbter Glykogenkügelchen neben dem Stückchen festgestellt werden. Obwohl das Glykogen in dem wachsenden Gewebe in Form kleiner Kügelchen anwesend ist, färbt es sich dennoch ganz gut; etwas weiter vom Stückchen werden die Kügelchen kaum bemerkbar und färben sich auch ganz schwach. Unmöglich war es, jedoch, das Glykogen in der gut entwickelten Wachstumszone eines Gewebes in vitro, welches seinen früheren Character entgültig verloren hatte, zu entdecken.

Es ist kaum eine Anhäufung des Glykogen in dem mesenchymatosen Gewebe während seines Wachstums in vitro zu erwarten, da in normalem embryonalen Bindgewebe, das Glykogen nur in Form äusserst kleiner Kügelchen aufgespeichert ist. Dafür spricht auch das Vorhandensein der Fettmetamorphose.

Содержание первого выпуска (двойного).

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ □ МОСКВА □. 1922

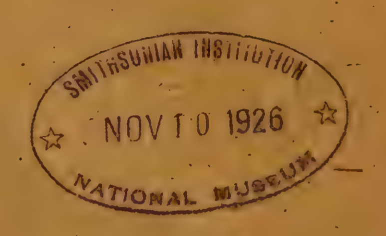
Том III, вып. 3 и 4-й Tome III, livr. 3 et 4

РУССКИЙ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИЗДАВАЕМЫЙ
при Зоологическом Отделении О-ва Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии
под редакцией акад. А. Н. СЕВЕРЦОВА

REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

PUBLIÉE
par la Séction Zoologique de la Société des Amis des Sciences Naturelles, d'Anthropologie et d'Ethnographie.
Rédacteur prof. A. N. SEWERTZOFF, membre de l'Académie des Sciences de Pétersbourg



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

„Revue Zoologique Russe“.

La «Revue Zoologique Russe» est publiée par la Séction zoologique de la Société des Amis des Sciences Naturelles, d'Anthropologie et d'Ethnographie.

La Revue parait en livraisons séparées, qui forment par an un volume de 500 pages.

La Revue Zoologique publie des notes préliminaires, des articles originaux sur la zoologie déscriptive et expérimentale, sur la morphologie comparée, sur l'histologie, l'embryologie, ainsi que de courtes communications.

Le comité de Rédaction est composé de: **Prof. A. N. Sewertzoff (Membre de L'Académie des Sciences), Prof. N. Bogoyavlensky, Prof. E. Gabritchevsky, Prof. A. Roumiantzew, Prof. B. Matvéeff.**

Le prix des deux premiers volumes est fixé à:

Pour 1916,—12 livraisons . . . . 5 roub.
„ 1917,—7 „ . . . . 5 „

L'adresse de la rédaction: Moscou, B. Nikitskaya, 6; Université. Institut d'Anatomie Comparée.

Vu les difficultées comportant l'envoi d'argent par la poste et vu l'instabilité du cours, la rédaction est prête d'envoyer le journal en échange de la littérature zoologique.

Том III, вып. 3 и 4 Tome III, livres 3 et 4

РУССКИЙ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИЗДАВАЕМЫЙ

при Зоологическом Отделении О-ва Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии под редакцией акад. А. Н. СЕВЕРЦОВА

REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

PUBLIÉE

par la Séction Zoologique de la Société des Amis des Sciences Naturelles, d'Anthropologie et d'Ethnographie. Rédacteur Prof. A. N. SEWERTZOFF, membre de l'Académie des Sciences de Pétersbourg

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА 1923 ПЕТРОГРАД

Гиз. № 3521 Главлит. № 8229. Москва. Напеч. 800 экз.

„Мосполиграф“. 1-я Образцовая тип., Пятницкая, 71.

К сведению учреждений, подписчиков и авторов.

Русский Зоологический Журнал издается при Зоологическом Отделении Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии.

Журнал выходит отдельными выпусками, составляющими том, объемом 500 печатных страниц.

В Русском Зоологическом Журнале печатаются предварительные сообщения и небольшие (объемом до 2-х печат. листов) оригинальные статьи по зоологии описательной, экспериментальной, сравнительной морфологии, гистологии и эмбриологии, а также авторефераты.

Статьи и сообщения печатаются на русском или на одном из общепринятых в научной литературе языках (английский, немецкий, французский) с обязательным резюмэ на русском или соответственном иностранном. Резюмэ не должны превышать $^1/_3$ основного текста для более крупных работ и половины основного текста для более мелких.

Рукописи высылаются на имя председателя редакционной Комиссии **Академика А. Н. Северцова или преп. Е. Г. Габричевского** (Москва, Институт Сравнительной Анатомии 1-го Московского Государственного Университета, Б. Никитская, д. 6) совершенно готовыми к печати, отпечатанными на пишущей машине на одной стороне страницы, с необходимыми ссылками и указаниями.

Редакция оставляет за собой право сокращать количество рисунков по своему усмотрению, если таковые не исполнены тушью на гладкой бумаге или не годятся по тем или иным причинам.

Редакция оставляет за собой право разбивать более крупные статьи на два номера.

Корректуры иногородним не высылаются.

За справками надлежит обращаться к секретарю редакции Р. З. Ж. Москва, Бол. Никитская, 1-й Московский Государственный Университет, Институт Сравнительной Анатомии.

Желающих подписаться или приобрести журнал, начиная с III тома, просят обращаться в магазины Госиздательства.

К вопросу о происхождении аутостилии у двудышащих и у наземных позвоночных.

Проф. И. И. Шмальгаузен.

(Из Зоологического Кабинета Киевского Университета.)

Предварительное сообщение.

(С 5-ю рисунками.)

По способу прикрепления челюстей к мозговой коробке Т. Гексли (1876) различает черепа трех основных типов: амфистильные, гиостильные и аутостильные. Однако, в дальнейшем эти типы оказались не столь определенными, как это вначале казалось. Во-первых, явилось сомнение в одинаковом значении аутостилии у Holocephala и у Dipnoi; если обозначившиеся различия, быть может, и не столь велики, как предполагают некоторые авторы (Goodrich), то все же сходство, очевидно, обусловлено конвергенцией. Во-вторых, амфистилия, оказывается, может также иметь различное значение. Под амфистилией, строго говоря, очевидно, следует понимать только тип строения черепа Notidanidae, где небно-квадратный хрящ впереди подвешивается посредством processus palatobasalis и позади—посредством processus oticus. Однако и у Holostei имеется двойная связь небно-квадратного хряща с черепом — впереди junctura etmopalatina и позади причленение отростка метаптеригоида к основанию черепа перед слуховой областью. Наконец, в-третьих, является даже сомнение в том, что гиостилия означает вполне определенный тип; некоторые авторы, по крайней мере, высказываются уже против гомологизации подвеска hyomandibulare у различных рыб (Allis, Воскобойников), и во всяком случае ясно, что прикрепление его к черепу является различным в отдельных группах позвоночных.

Мне кажется также, что простые схемы Т. Гексли менее всего выясняют нам значение аутостилии двудышащих рыб и

наземных позвоночных. Гомология отростков небно-квадратного хряща наземных позвоночных с отростками его у рыб частью была мало обоснованной, а частью оказалась и прямо неверной (гомологизация pediculus quadrati с processus palatobasalis селахий). Значение этих отростков и до сих пор еще не установлено.

Исследования акад. А. Н. Северцова над развитием черепа у Ceratodus позволили ему провести сравнение небно-квадратного хряща и его отростков у двудышащих рыб и у амфибий и установить их полную гомологию (proc. basalis, proc. ascendens, proc. oticus).

Получив возможность благодаря любезности акад. А. Н. Северцова изучить его серии по эмбриональному развитию Ceratodus, я воспользовался этим для того, чтобы сделать попытку установить морфологическое значение отростков небно-квадратного хряща двудышащих рыб и амфибий, что казалось мне тем более интересным, что мое внимание всегда привлекалось совершенно не понятной сложностью прикрепления небно-квадратного хряща к черепу у амфибий. Пользуюсь здесь случаем, чтобы выразить акад. А. Н. Северцову мою глубокую благодарность за предоставление мне возможности исследовать такой редкий материал.

В качестве объектов для сравнения я избрал Lepidosteus и Amia как формы, у которых наблюдается амфистилия.

У двудышащих, как известно, небно-квадратный хрящ вполне сливается с основанием черепа. Эмбрионально А. Н. Северцовым найдена еще самостоятельная закладка квадратного хряща, который на ранней стадии развития был соединен молодой неохрящевевшей тканью лишь с основанием черепа (соответственно proc. basalis). Таким образом, раньше всего развивается processus basalis. По наблюдениям Л. Н. Кравца и Greil'a, вторым развивается processus oticus, соединяющий квадратный хрящ со слуховой капсулой, и позже всего появляется processus ascendens. Гомология этих отростков с отростками квадратного хряща амфибий установлена А. Н. Северцовым, которому удалось показать, что через разделяющие их отверстия выходят одни и те же нервы; processus oticus разделяет заднее отверстие, через которое выходит tr. hyomandibularis VII, от большого верхнего, через которое выходят r. ophthalmicus

superficialis и buccalis VII, а также r. maxillomandibularis V; processus ascendens отделяет это последнее отверстие от нижнего, через которое выходит r. ophthalmicus profundus V; наконец, processus basalis (palatobasalis А. Н. Северцова) лежит между отверстием для r. ophthalmicus profundus V и отверстием для tr. hyomandibularis VII.

Существенным отличием черепа Ceratodus от черепа амфибий является, как особенно подчеркивает Л. П. Кравец, полное отсутствие крыловидного отростка квадратного хряща. Последовательность в развитии отростков у Urodela, правда, также иная — здесь раньше всего развивается processus ascendens; однако таким явлениям гетерохронии, очевидно, нельзя придавать большого значения. Таким образом, гомология отростков квадратного хряща у двудышащих и у амфибий может считаться вполне установленной.

Так как выходы нервов естественно связаны со стенкой черепа, то этот критерий, быть может, не окажется пригодным при сравнении с гиостильными или амфистильными черепами других рыб, у которых небно-квадратный хрящ независим от черепа. Поэтому рассмотрим отношение отростков небно-квадратного хряща к другим органам и в особенности к проходящим в этой области сосудам — vena jugularis и arteria carotis.

У Urodela processus ascendens разделяет оба передних отверстия, служащие для выхода нервов; через нижнее отверстие выходит r. ophthalmicus profundus V, через верхнее — r. ophthalmicus superficialis, buccalis VII и r. maxillomandibularis V. Кроме этого через оба отверстия выходят вены, а через верхнее отверстие еще артерия. Обе вены представляют собою две главные ветви v. jugularis (v. capitis lateralis), которая входит в промежуток между квадратным хрящем и стенкой черепа, через заднее отверстие, у которого из черепа выходит tr. hyomandibularis VII. Через это же отверстие в тот же промежуток входит и артерия, выходящая затем через верхнее переднее отверстие в орбиту. Это пространство Drüner (04) называет «antrum petrosum laterale», а проходящие здесь сосуды — «vena petrosa lateralis» (v. jugularis) и «arteria petrosa lateralis». Antrum petrosum laterale представляет собою позади узкое пространство щелевидной формы, но в передней своей части оно расширяется в объемистую полость, выполненную ганглиозными массами trige-

minus (I и II) и facialis (включая lateralis VII). В этом отношении это пространство вполне сходно с камерой тройнично-лицевых ганглиев, которая была описана впервые Allis'ом у Scomber и Veit'ом (07) у Lepidosteus, а затем исследована первым автором у целого ряда рыб, в том числе и у Ceratodus. Эта камера сообщается обычно с окружающим пространством посредством трех больших отверстий — задним отверстием в основании черепа под передней частью слуховой капсулы и двумя передними в задней стенке орбиты.

У амфибий в области заднего отверстия наблюдаются некоторые изменения по сравнению с общей схемой — позади камера тройнично-лицевых ганглиев подразделяется вследствие срастания ее стенки посредине со стенкой слуховой капсулы на два отдела: наружный, через который проходит вена и артерия, и внутренний, с ганглием лицевого нерва, от которого отходит tr. hyomandibularis VII. Внутренний отдел позади вытягивается в виде канала (canalis facialis Gaupp'а), верхняя стенка которого дана слуховой капсулой. Эта стенка может редуцироваться, и тогда tr. hyomandibularis VII проходит через слуховую капсулу.

Артерия, входящая в камеру тройнично-лицевых ганглиев, обозначается Drüner'ом (04) у Urodela как arteria petrosa lateralis. У млекопитающих здесь лежит arteria stapedia, которая, по Drüner'у, не гомологична названной артерии амфибий, так как она представляет собою ветвь гиоидной артерии, между тем как arteria petrosa lateralis является ветвью челюстной артерии. В самом деле, однако, вопрос гораздо сложнее. Прежде всего можно бы указать, что отход артерий вообще очень легко меняется, и даже arteria stapedia млекопитающих меняет свой отход и очень часто начинается от art. carotis externa Затем и у млекопитающих arteria stapedia связана и с челюстной артерией. По Tandler'у (02), arteria stapedia развивается из особой комиссуры — ramus anastomoticus — между 1-ой и 2-ой артериальными дугами. Затем от второй дуги остается только arteria stapedia, а первая дуга теряет связь с a. carotis interna, и ветви ее (art. mandibularis, infraorbitalis и supraorbitalis) переходят к arteria stapedia. Таким образом, arteria stapedia млекопитающих представляет собою сложное образование, развивающееся в своей основной части за счет гиоидной дуги, а в периферической за счет челюстной. Наконец, артерия связывается анастомозом с a. carotis externa и становится ветвью последней. Гомологичная ей артерия давно уже описана и у рептилий под названием arteria facialis

(Rathke, 57). Кроме положения этой артерии и сходной области снабжения, в высшей степени характерна ее связь со слуховой косточкой. У млекопитающих она весьма часто проходит через отверстие в стремени (откуда и название этой артерии), а у рептилий она, по крайней мере эмбрионально, проходит через закладку столбика (Versluy , 04). В некоторых случаях, однако, и у взрослых рептилий (у некоторых гекконов) arteria facialis проходит через отверстие в основании столбика (Versluys, 98). Наконец, гомологичная ей артерия имеется и у гимнофион, где она иногда также проходит через отверстие в слуховой косточке (у Ichthyophis отверстие найдено Wiedersheim'ом, 79; проход артерии установили P. и F. Sarasin, 90) или во всяком случае проходит через эмбриональную закладку последней (у Hypogeophis, Marcus, 10). Эта артерия представляет собою у гимнофион ветвь второй артериальной дуги (Marcus, 10).

Было бы странно, если бы столь постоянной артерии наземных позвоночных не было у других амфибий, кроме гимнофион. И действительно оказывается, что эмбрионально у Urodela arteria petrosa lateralis отходит не от челюстной артерии, а далеко позади ее от arteria carotis interna, в области, которая вполне соответствует месту отхода гиоидной дуги. И у Salamandrella и у Ranidens она тесно прилежит к закладке слуховой косточки (Stapes) снизу и направляется затем вместе с vena jugularis в камеру тройнично-лицевых ганглиев. Иногда, впрочем, как индивидуальная вариация эта артерия проходит через отверстие в слуховой косточке. Таким образом, эта артерия занимает то же положение по отношению к слуховой косточке, как и arteria acialis у Sphenodon и многих гекконов (по Versluys, 98). Таким образом, не только положение и область распространения, но и место отхода arteria petrosa latera is (гиоидная дуга или ее место на art. carotis interna) вполне совпадает с arteria facialis рептилий и art. stapedia млекопитающих. Мы должны их считать гомологичными и поэтому будем ее обозначать и у амфибий как arteria facialis. Arteria facialis входит в камеру тройнично-лицевых ганглиев сзади и выходит из нее через верхнее переднее отверстие вместе с n. lateralis VII и n. maxillomandibularis V. Vena jugularis входит в камеру вместе с артерией и делится внутри ее на две ветви: верхнюю — vena temporalis, выходящую через верхнее отверстие вместе с arteria facialis, и нижнюю — vena pterygoidea, выходящую через нижнее отверстие вместе с n. ophthalmicus profundus.

Таким образом, сзади в камеру тройнично-лицевых ганглиев входят vena jugularis и arteria facialis и выходит tr. hyomandibularis VII, через верхнее переднее отверстие выходят vena temporalis, art. facialis, n. lataralis VII и n. maxillomandibularis V, через нижнее переднее отверстие выходят vena pterygoidea и n. ophthalmicus profundus.

При изучении эмбрионального черепа Ceratodus бросается в глаза его сходство с амфибиями именно в этой области. Различие лишь в том, что нижнее отверстие (for. sphenoticum basilare, Greil) подразделилось на два отдельных отверстия для выхода vena pterygoidea и для выхода n. ophthalmicus profundus. Через большое верхнее отверстие (foram. sphenoticum laterale s. majus, Greil) выходят nn. laterales VII и n. maxillomandibularis V, v. temporalis и, кроме того, выходит артерия, которую Greil называет art. temporalis или art. temporo-orbitalis.

Через заднее отверстие камеры, лежащее у основания черепа (for. prooticum basicraniale) выходит tr. hyomandibularis VII и входят в камеру v. jugularis (v. capitis lateralis) и arteria temporo-orbitalis. Последнюю артерию Allis обозначает как a. carotis externa, гомологизируя с одноименной артерией рыб. Я от этого обозначения воздержусь по причинам, которые будут изложены далее. Arteria temporo-orbitalis отходит от гиоидной артерии (arteria opercularis, Greil) вперед, проходит над хрящиком, который обозначался K. Fürbringer'ом как hyomandibulare (а Greil'ом как epihyale) и представляет собою, несомненно, гомолога слуховой косточки (stapes) амфибий, входит вместе с vena jugularis через заднее отверстие в камеру тройнично-лицевых ганглиев и выходит через переднее (верхнее) отверстие последней в орбиту. По выходе из камеры тройничнолицевых ганглиев, она сейчас же делится на две ветви — верхнюю, которая разветвляется в орбите и может быть обозначена как a. orbitalis, и нижнюю, сопровождающую n. maxillomandibularis, которая может быть обозначена как a. maxillomandibularis. По своему отходу, по положению и по распространению эта артерия вполне сходна с arteria facialis наземных позвоночных и, очевидно, представляет собою ее гомолога.

Таким образом, мы видим, что основные отверстия камеры тройнично-лицевых ганглиев, а следовательно, и разделяющие их «отростки» квадратного хряща у амфибий и у Ceratodus действительно вполне гомологичны, как уже указал А. Н. Северцов. На рис. 3 (стр. 253) изображена схема черепа Ceratodus немного более поздней стадии,

изготовленная по реконструкции и дающая представление об общем соотношении частей. Здесь я, однако, хочу еще подчеркнуть следующее. Нижнее переднее отверстие поделено у Ceratodus на 2 отверстия. Если все перегородки между отверстиями камеры обозначать как особые отростки небно-квадратного хряща, то и эту перегородку следует также обозначить.

У личинки Protopterus в 20 мм. длиной я нахожу те же соотношения. Каме а тройнично-лицевых ганглиев имеет три передних отверстия, но здесь поделено на два не нижнее отверстие, а верхнее. Через верхнее отверстие выходят n. lateralis VII, vena temporalis и arteria facialis, через среднее отверстие выходит n. maxillomandibularis V и через внутреннее выходит n. ophthalmicus profundus. Перегородки между двумя последними отверстиями представляет собою processus ascendens.

Переходя к костным ганоидам, мы и у них находим камеру тройнично-лицевых ганглиев, содержащую тот же комплекс органов, но стенки ее не являются в виде отростков небно-квадратного хряща, а совершенно независимы от последнего. У взрослой Amia картина осложняется образованием канала глазных мышц, как это видно по описаниям Allis'a; поэтому мы ограничимся рассмотрением черепа мальков.

На рис. 2 (стр. 252) изображена схема соответствующей части черепа малька Amia, вид сбоку. Виден комплекс нервов и сосудов, выходящих через переднее отверстие камеры. Это тот же комплекс вен (v. temporalis и v. pterygoidea), артерий (a. orbitalis и art. maxillomandibularis) и нервов (n. lateralis VII, n. maxillomandibularis V и n. ophthalmicus profundus), что мы видели у двудышащих. Через заднее отверстие из камеры выходит tr. hyomandibularis VII и входит артерия, которую Allis называет art. ophthalmica, так как она сопровождает n. ophthalmicus. Эта артерия не имеет ничего общего с a. ophthalmica magna, и уже поэтому название это нежелательно. Так как она является ветвью гиоидной артерии (art. hyoopercularis) и проходит через камеру тройнично-лицевых ганглиев в верхнюю часть орбит, подобно верхней ветви орбитной артерии двудышащих и наземных позвоночных, то эта артерия по своему отходу и положению в камере соответствует art. facialis, но обладает более узкою областью распространения. Мы ее назовем arteria temporalis. Кроме этого в камеру входит еще другая артерия через особое отверстие в ее дне. Эта артерия отходит самостоятельно от art. carotis interna между гиоидной и челюстной дугой и обозначается

Allis'ом как art. carotis externa. Эта артерия дает ветвь на соединение с art. temporalis, с которой вместе дает art. supraorbitalis, снабжающую верхнюю часть орбит, дает ветвь, входящую в нижнюю часть орбиты, которая может быть обозначена как art. infraorbitalis, и продолжается в виде art. maxillo-mandibularis, отдав по пути анастомоз к ложножабре. Таким образом, вместо одной art. facialis двудышащих и наземных позвоночных мы имеем здесь две артерии — a. temporalis и a. carotis externa.

Через заднее отверстие камеры выходит tr. hyomandibularis VII и входят vena jugularis и art. temporalis. Нижняя стенка камеры имеет, кроме отверстия для art. carotis externa, еще небольшое самостоятельное отверстие для n. palatinus VII. У двудышащих последний нерв выходит вместе с tr. hyomandibularis через заднее отверстие.

В боковой стенке камеры сверху имеется еще небольшой канал, по которому выходит r. oticus VII с небольшой веткой art. temporalis. Наконец, на более поздней стадии видно, что переднее отверстие камеры подразделилось хрящевым мостиком на наружное и внутреннее. Этот мостик на этой стадии не вполне соответствует хрящевой перегородке, которую мы видели у Ceratodus (processus ascendens), так как он проходит кнаружи от n. ophthalmicus superficialis, отделяя его от n. buccalis VII и от n. maxillomandibularis V, но позже развивается еще хрящевой отросток, направленный медиально и отделяющий n. ophthalmicus superficialis от v. jugularis и n. ophthalmicus profundus. Если этот отросток рассматривать как верхнюю часть хрящевой перегородки, то последняя вполне может быть гомологизирована с processus ascendens quadrati у двудышащих и у амфибий. На этих стадиях сходство с Ceratodus особенно ясно. Существенным различием является лишь независимость небно-квадратного хряща. Как особенность можно еще отметить, что слепой конец брызгальца проникает в канал в наружной стенке камеры.

У Lepidosteus картина приблизительно та же, как это видно на реконструкции, изображенной на рис. 1 (стр. 252). И здесь, кроме комплекса lateralis VII, maxillomandibularis V и n. ophthalmicus profundus, через переднее отверстие выходят две вены — v. temporalis и v. pterygoidea и две артерии — верхняя, a. supraorbitalis, являющаяся продолжением art. temporalis, а нижняя, a. infraorbitalis, являющаяся продолжением art. carotis externa, которая входит в камеру через особое отверстие, через которое одновременно выходит n. palatinus VII. Имеется и canalis oticus. Заднее отверстие вполне гомологично таковому Amia и Ceratodus.

у Polypterus, судя по рисунку v. Wijhe, также имеется три передних отверстия камеры тройнично-лицевых ганглиев — внутреннее для n. ophthalmicus profundus (и oculomotorius), верхнее наружное для n. lateralis VII и нижнее наружное для n. maxillomandibularis V. Имеется особая arteria carotis externa, отходящая самостоятельно от a. carotis interna между челюстной и гиоидной дугой и проходящая через камеру (Allis, 08). У костистых рыб Allis (12) также описывает a. carotis externa, которая то отходит от гиоидной артерии, то отходит самостоятельно от a. carotis interna.

У хрящевых ганоидов a. carotis externa отходит от гиоидной артерии (a. hyoopercularis) и проходит вместе с vena jugularis и tr. hyomandibularis VII через canalis facialis. Повидимому, в этом случае мы имеем перед собой опять результат соединения обеих артерий (art. temporalis и art. carotis externa), как и в arteria facialis двудышащих и наземных позвоночных.

Но как бы ни обстоял этот частный вопрос, все же совершенно ясно, что между отверстиями камеры тройнично-лицевых ганглиев у двудышащих (и наземных позвоночных) и у костных ганоидов имеется полная гомология, хотя переднее отверстие и может подразделяться на отделы. Раз отверстия гомологичны, то, очевидно, гомологичны и разграничивающие их скелетные части, а следовательно, и вообще части стенки самой камеры. К этому выводу пришел и Allis (работа которого над камерой Ceratodus (1914) стала мне известна, к сожалению, лишь после вполне самостоятельной обработки мною той же темы). Можно было бы, конечно, предположить, что к этой стенке снаружи присоединились еще какие-нибудь скелетные образования, например части небно-квадратного хряща, но в пользу этого трудно привести какие-либо данные, а связь остатка брызгальца с наружной стенкой камеры, особенно тесная у Amia, но имеющаяся и у Lepidosteus и у Ceratodus, говорит скорее против такого предположения.

Если наше заключение верно, то ясно, что гомологи «отростков» небно-квадратного хряща двудышащих и амфибий связаны у костных ганоидов только с черепом, но не с квадратным хрящем, — это и есть только стенки камеры тройнично-лицевых ганглиев.

Некоторая связь небно-квадратного хряща со стенкой камеры тройнично-лицевых ганглиев имеется, однако, и у костных ганоидов. И у Amia и у Lepidosteus небно-квадратный хрящ причленяется посредством особого отростка ко дну камеры тройнично-лицевых ганглиев в передней ее части. Если себе представить, что сочленение

заменится срастанием, то мы получим как раз те соотношения частей' которые мы видели у двудышащих и у наземных позвоночных.

Таким образом, простое прирастание небно-квадратного хряща на месте его причленения у костных ганоидов приводит как раз к тому типу аутостилии, который характерен для двудышащих рыб и для амбифий. У последних, и в особенности у цератода, хрящи получают лишь более массивный вид.

Если, таким образом, вопрос о происхождении аутостилии двудышащих и наземных позвоночных решается неожиданно просто, то является сейчас же другой вопрос — каково происхождение самой камеры тройнично-лицевых ганглиев, представляют ли ее стенки части самого черепа (neurocranium'a), или они относятся к висцеральному аппарату.

На этот вопрос пытается ответить Allis (14), который полагает, что у рыб первично имеется независимая масса мезодермальных клеток, лежащих сбоку от неурокраниума и дорсально от верхних концов челюстной и предчелюстной дуг, в положении фарингеальных элементов жаберных дуг. Эти фарингеальные элементы исчезли в качестве независимых образований в челюстной и предчелюстной дугах всех рыб. Масса клеток сохранила способность охрящевевать и у одних рыб (и млекопитающих) входит в теснейшую связь с неурокраниумом, являясь его частью, а у других рыб (Ceratodus, а также амфибии и рептилии) она так тесно связана с небно-квадратным хрящем, что может быть истолкована как его часть, а связь ее с осевым черепом тогда рассматривается как вторичная. Предчелюстная часть массы клеток дала у Ceratodus начало processus ascendens, а челюстная часть — processus oticus. Эти отростки обнаруживают постоянное соотношение с n. profundus и n. trigeminus — нервами предчелюстной и челюстной дуг. Мезодермальные клетки соответствующей фарингеальной части гиоидной фарингеальной дуги могли дать начало части слуховой капсулы и ее деривату — operculum амфибий, а также, вероятно, hyomandibulare костистых рыб. Hyomandibulare Кравца представляет собою самостоятельно охрящевевающую часть стенки камеры. К этому нужно еще прибавить, что processus basalis Ceratodus'a, т.-е. нижнюю часть стенки камеры, Allis гомологизирует с найденным им у Chlamydoselachus processus basalis palatoquadrati (не proc. palatobasalis). Processus metapterygoideus костных ганоидов, по мнению Allis'a, у двудышащих исчез бесследно. Таким образом, по Allis'у стенки камеры тройнично-лицевых ганглиев имеют висцеральное происхождение и притом довольно слож-

нос — дно ее (proc. basalis) образуется за счет отростков небно-квадратного хряща, а боковые стенки за счет мезодермальных клеток, соответствующих фарингеальным элементам предчелюстной (proc. ascendens) и челюстной (proc. oticus) дуг. Мне кажется, что гомологизация известных частей скелета с элементами чисто гипотетическими допустима лишь в тех случаях, когда вывод о существовании последних у более примитивных форм основывается на сериальной гомологии всех прилежащих частей; в данном случае же можно лишь предположить, что челюстная дуга была некогда подвешена к черепу посредством особого pharyngomandibulare, но, что этот последний элемент образовал у высших рыб боковую стенку камеры тройнично-лицевых ганглиев, не доказывается ничем. Гомологизация же передней части боковой стенки камеры тройнично-лицевых ганглиев с фарингеальным элементом предчелюстной дуги решительно ни на чем не основана, тем более, что и n. profundus вряд ли является нервом предчелюстной дуги. Кроме того положение брызгальца у наружной стенки камеры говорит против таких сравнений. Однако Allis выражается гораздо осторожнее: он говорит не о самих фарингеальных элементах, а лишь о соответствующих им массах мезодермальных клеток, сохранивших способность охрящевевать. В таком виде гипотеза Allis'а говорит нам, однако, слишком мало, тем более, что ему совершенно не удалось подметить какого-либо филогенетического процесса в этой области, — он указывает лишь на то, что у одних позвоночных эти клетки охрящевевают в связи с неурокраниумом (рыбы), а у других — в связи с небно-квадратным хрящем. Осторожность Allis'а понятна, так как в его исследованиях над соответствующей областью у селахий выясняется роль не каких-либо отдельных элементов, хотя бы и рудиментарных, а прилежащей к черепу соединительной ткани.

Эти исследования проливают много света на вопрос о происхождении камеры тройнично-лицевых ганглиев, и поэтому я считаю необходимым вкратце напомнить его результаты (All , 14). У селахий, оказывается, имеется во внутренней стенке черепа выступ для тройнично-лицевых и слухового ганглиев (recessus a u tico-trigemino-facialis), иногда отделенный перепонкой от мозговой полости (Chlamydo e achus); что же касается v. jugularis и a t. carotis externa, то их отношение к стенке черепа бывает различным.

У Chlamydoselachus и вена и артерия (также как и n. palatinus) проходят снаружи вдоль стенок черепа; у Heptanchus a. carotis externa и n. palatinus VII проходят в слое соединительной ткани,

связанной с наружной стенкой черепа соответствующей области; у Acan h as vena jugularis, arteria carotis ex e na и n. palatinus VII проходят в особых каналах внутри стенки черепа, вдоль упомянутого reces u acustico- rigemino-fac alis. Таким образом здесь произошел уже самый характерный процесс — включение v. jugularis и a. carotis ex erna на известном протяжении в стенку черепа. И у высших рыб мы встречаем еще различные стадии образования камеры тройнично лицевых ганглиев. У Scomber имеются еще независимые друг от друга ecessus tr gemino-facialis и параллельный ему канал для vena jugu aris и a. ca otis externa. У Lepido teus, наконец, этот канал соединился с recessus t igemino-facialis, и последний отгородился костной стенкой от мозговой полости, превратившись, таким образом, в камеру тройнично-лицевых ганглиев с характерным для нее комплексом органов, как мы это видели у Ceratodus. У Amia процесс пошел еще дальше — отгороженная перепончатой стенкой от мозговой полости камера тройнично-лицевых ганглиев соединилась с гипофизарной ямкой в одну общую камеру, в которую из глазницы вросли начала глазных мышц; таким образом образовался канал глазных мышц большинства высших рыб (Amia, Polypterus и многие костистые).

Следовательно, в ряду рыб можно установить постепенный ход развития камеры тройнично-лицевых ганглиев за счет выступа внутренней стенки черепа, заключающей тройнично-лицевые ганглии, соединившегося с особым каналом, развившимся путем постепенного включения v. jugularis и a. carotis exte na на известном протяжении в наружную стенку черепа.

Таким образом, вопрос о значении стенок камеры тройнично-лицевых ганглиев решается, повидимому, в пользу неурокраниального их происхождения. Быть может, этим и не исключается вполне возможность участия в ее образовании и частей висцерального скелета, но в пользу этого у нас пока не имеется достаточных данных.

Теперь вернемся к нашему вопросу о происхождении аутостилии у двудышащих и у наземных позвоночных. По Allis'y, у двудышащих сохранилось первичное прикрепление небно-квадратного хряща к черепу посредством processus basalis (гомолога которого он находит у Chlamydoselachus), и, кроме того, установилась связь посредством мезодермальных клеток, соответствующих фарингеальным элементам предчелюстной и челюстной дуг, которые здесь охрящевели в связи с квадратным хрящем (боковые стенки камеры V—VII). Proce sus metapte ygoideus костных ганоидов исчез бесследно.

Мне кажется, у нас нет никаких оснований выделять processus basalis как особое образование — вырост небно-квадратного хряща; очевидно, основание камеры тройнично-лицевых ганглиев имеет происхождение, сходное с боковыми ее стенками, и возникло одновременно с ними. И, с другой стороны, сравнение с костными ганоидами показывает, что связь небно-квадратного хряща с черепом установилась посредством того же processus metapterygodeus, как и у последних. Этот отросток не исчез, а прирос к стенке камеры тройнично-лицевых ганглиев на месте своего прежнего причленения. Схемы, изображенные на рис. 4 и 5 (стр. 253), иллюстрируют сказанное.

Изложенный взгляд на происхождение аутостилии у двудышащих и у наземных позвоночных мог бы быть истолкован как попытка произвести наземных позвоночных от двудышащих, а последних от костных ганоидов (Holostei). Это не так.

Прежде всего причленение небно-квадратного хряща к черепу посредством особого processus metapterygoideus было чрезвычайно широко распространено среди ископаемых костных ганоидов, а следы этого отростка описаны и в эмбриональном черепе костистых рыб (Salmo, Swinnerton, 02). Весьма вероятно, что такое сочленение имелось и у Crossopterygii. Отсутствие processus metapterygoideus у современных Polypterini, может быть, объясняется его редукцией. У последних нет и самого мета теригоида, но имеется широкое соединение энтоптеригоида с основанием черепа. Мне кажется весьма вероятным, что processus metapterygoideus, имевший столь широкое распространение среди костных ганоидов, имелся и у форм, исходных для двудышащих и для наземных позвоночных, которые, очевидно, были близки к древнейшим Crossopteryg i. Наземные позвоночные не могли произойти от двудышащих рыб — этому противоречит слишком своеобразная специализация последних и в частности строение всего челюстного аппарата. Между прочим, и аутостилия двудышащих и наземных позвоночных развилась, очевидно, независимо друг от друга. У двудышащих мы имеем и в этом отношении более значительную специализацию, чем у наземных позвоночных, — небноквад атный хрящ вполне слился с основанием черепа, чего нет у наземных позвоночных. Череп наземных позвоночных стоит еще, как я надеюсь показать, гораздо ближе к амфистильному типу, чем череп двудышащих. Между прочим, у амфибий сохранилась даже еще и мышца, поднимающая небно-квад атный хрящ (m. levator palatoquadrati), правда, с измененной функцией, это — мышца, поднимающая глазное яблоко (m. levator bulbi, Luther, 14). У гимно-

фион гомологичная мышца известна под названием m. levator quadrati.

Таким образом, мне кажется, что аутостилия двудышащих и наземных позвоночных представляет собою результат конвергентного или во всяком случае параллельного развития. Исходным типом является в обоих случаях амфистилия в таком виде, в каком она наблюдается у костных ганоидов.

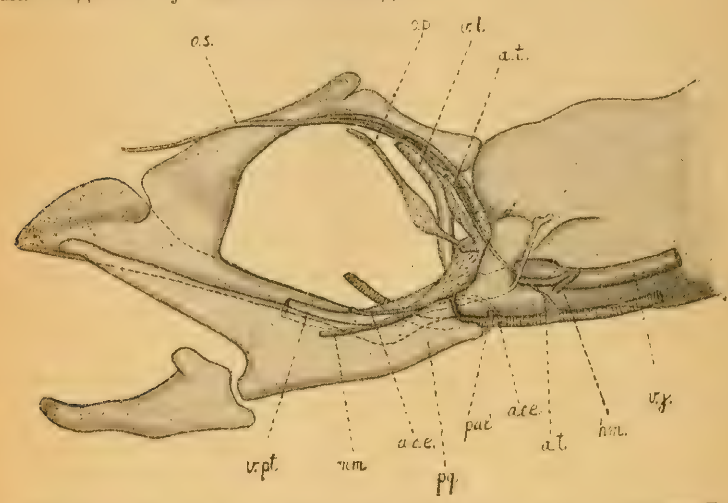


Рис. 1. Графическая реконструкция эмбрионального черепа Lepidosteus в 14 мм. длиной, по сагиттальным срезам. Обозначения: *a. c. e.*—arteria carotis externa, *a. fac.*—arteria facialis, *a. t.*—arteria temporalis, *hm.*—tr. hyomandibularis VII *mm.*—n. maxillomandibularis V, *o. p.*—n. ophthalmicus profundus, *o. s.*—n. ophthalmicus superficialis VII, *pal*—n. palatinus VII, *p. q.*—palatoquadratum, *V. j.*—vena jugularis, *v. pt.*—vena pterygoidea, *V. t.*—vena temporalis.

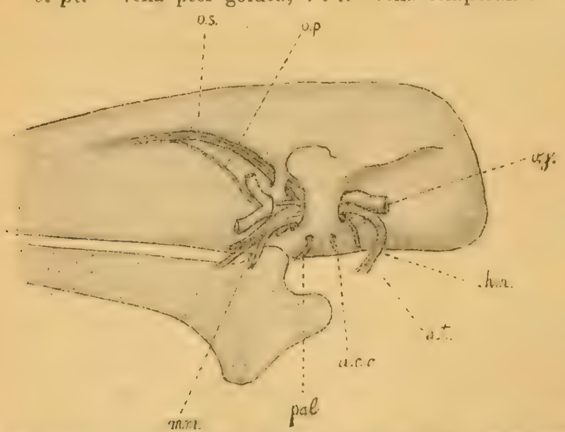


Рис. 2. Схема эмбрионального черепа Amia с обозначением отверстий камеры тройнично-лицевых ганглиев (составлена по сагиттальным реконструкциям). Обозначения прежние.

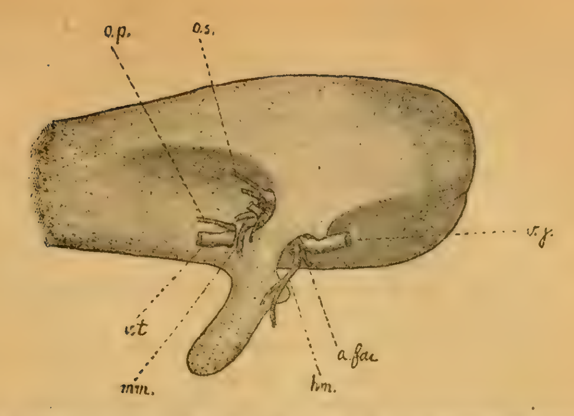


Рис. 3. Схема эмбрионального черепа Ceratodus с обозначением отверстий камеры тройнично-лицевых ганглиев (составлена по сагиттальной реконструкции). Обозначения те же.

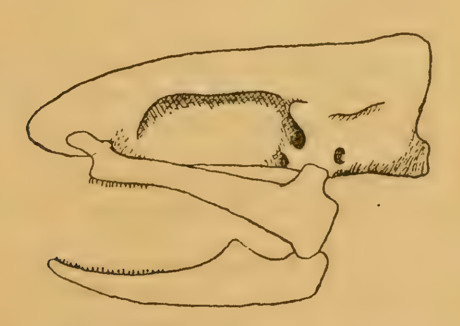


Рис. 4. Схема амфистильного черепа костных ганоидов.

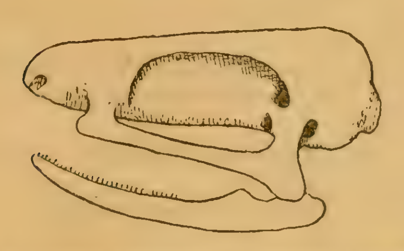


Рис. 5. Схема аутостильного черепа амфибий.

Указатель литературы.

Allis, E. P. (03). The skull, and the cranial and first spinal muscles and nerves in Scomber scomber. Journ. of Morphol. Vol. XVII. 1903.

Его же. (08). The pseudobranchial and carotid arteries in Polypterus. Anat. Anz. 33. 1908.

Его же. (12). The pseudobranchial and carotid arteries in Esox, Salmo and Gadus etc. Anat. Anz. 41. 1912.

Его же. (14). The pituitary fossa and trigemino-facialis chamber in selachians. Anat. Anz. 46. 1914.

Его же. (14). The pituitary fossa and trigemino-facialis chamber in Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. 46. 1914.

Его же. (15). The homologies of the hyomandibula of the Gnathostome fishes. Journal of Morphology. Vol. 26. 1915.

Drüner, L. (04). Ueber die Anatomie u. Entwick. Gesch. des Mittelohres beim Menschen u. bei der Maus. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.

Fürbringer, K. (04). Beiträge z. Morphologie des Skelettes der Dipnoer (Semon zool. Forsch. Reisen). Jen. Denkschr. Bd. IV. 1904.

Greil, A. (13). Entwicklungsgeschichte des Kopfes u. des Blutgefässystems von Ceratodus Forsteri. Semon zool. Forsch. Reisen. 1913.

Huxley, T. (76). On Ceratodus Forsteri etc. Proc. Zool. Soc. 1876.

Кравец, Л. П. (10). Развитие хрящевого черепа Ceratodus. Труды Инстит. Сравнит. Анатом. Москов. Ун ве с тета. Вып. VIII. 1910.

Luther, A. (14). Ueber die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur d. Amphibien. Acta societatis scientiarum Fennicae. T. 64. Helsingfors. 1914.

Marcus, H. (10). Beiträge zur Kenntniss der Gymnophionen. III. Morphol. Jahrb. Bd. 40. 1910.

Rathke. (57). Untersuchungen über die Aortenwurzeln u. die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier. Dehnkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien. Mathem. Naturw. Gl. V. 13. 1857.

Sarasin, P. u. F. (90). Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Ceylonischen Blindwühle Jchthyophis glutinosus. Wiesbaden. 1887—90.

Sewertzoff, A. (02). Zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.

Swinnerton, H. (02). Morph. of the teleostean head skeleton (Gasterosteus aculeatus) Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 14. 1902.

Tandler, I. (02). Zur Entwick. Gesch. der Kopfarterien bei den Mammalia. Morphol. Jahrb. Bd. 30. 1902.

Veit, O. (11). Beiträge zur Kenntniss des Kopfes der Wirbeltiere. I. Die Entwickelung des Primordialcranium von Lepidosteus asseus. Anat. Hefte. I Abt. Heft 132. (Bd. 44). Wiesbaden 1911.

Versluys, J. (04). Entwickelung der Columella Auris bei den Lacertilien. Zoolog. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 19. 1904.

Его же. (98). Die mittlere und die äussere Ohrsphäre der Lacertilien. Zoolog. ahrb. Abt. Anat. Bd. 12. 1899.

Wiedersheim, R. (79). Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

Wijhe, I. W. Ueber das Visceralskelett u. die Nerven des Kopfes der Ganoiden u. von Ceratodus. Niederländ. Arch. f. Zool. V. 1879—82.

Über die Autostylie der Dipnoi und der Tetrapoda.

Von J. Schmalhausen.

(Professor an der Universität in Kiew.)

Vorläufige Mitteilung.

(Mit 5 Textabbildungen.)

Die Frage nach der Herkunft der Autostylie der Dipnoer und der terrestren Wirbeltieren hat bis jetzt noch keine endgültige Antwort gefunden. Die einfachen Schemata Huxley's können uns nicht befriedigen und selbst die Homologie der Fortsätze des Palatoquadratums der Amphibien kann nicht als festgestellt, gedeutet werden.

Dank der Liebenswürdigkeit des Herren Akad. A. N. Sewertzoff, welcher seine Serien über die Entwickelung von Ceratodus in meine Verfügung gestellt hatte, habe ich die seltene Möglichkeit bekommen die Bearbeitung dieser interessanten Frage an einem ganz ausschliesslichem Materiale zu unternehmen. Zur Vergleichung hatte ich meine eigene Serien über die Entwicklung von Ranidens, Salamandrella und anderer Urodela einerseits, und über die Entwickelung von Amia und Lepidosteus anderseits zur Verfügung.

Die drei Fortsätze des Palatoquadratums der Amphibien—processus basalis (pediculus), proc. oticus und proc. ascendens werden, wie bekannt, durch ihre Lage zwischen den Austrittsöffnungen der Hauptstämme des Trigeminus und des Facialis charakterisiert. Zwischen diesen Fortsätzen und der Aussenwand des Neurokraniums ist ein Raum vorhanden, in welchem die Ganglien des Trigeminus und des Facialis liegen, und welches von zwei grossen Blutgefässen durchtritten wird. Dieser Raum wurde von L. Drüner (04) «Antrum petrosum laterale» genannt, und die ihn durchtretende Gefässe — «Vena petrosa lateralis» und «Arteria petrosa lateralis». Die genannte Vene stellt die Vena jugularis, oder Vena capitis lateralis anderer Autoren vor. Die Arterie verdient näherer Berücksichtigung. Drüner betont, dass ebenso eine Lage die Arteria stapedia der Säugetiere einnimt, welche letztere, aber seiner Meinung nach mit dieser Arterie nicht homologisiert werden könne, weil sie ein Ast der Arteria hyoidea vorstellt, wärend die Arteria petrosa lateralis von der

Arteria mandibularis abzweigt. Dagegen könnte man bemerken, dass der Ursprung der Arterien überhaupt sehr leicht wechselt und dass auch die Arteria stapedia der Säugetiere ihren Ursprung wechselt und sehr oft von der Art. carotis externa entspringt. Ausserdem steht die Art. stapedia auch bei den Säugetieren mit der Art. mandibularis im Zusammenhang. Nach J. Tandler (02) entsteht die Art. stapedia aus einem Ramus anastomoticus, welcher den ersten Arterienbogen mit dem zweiten verbindet, wobei die Zweige des ersten Arterienbogen (A. mandibularis, infraorbitalis und supraorbitalis) zur Art. stapedia übergehen. Folgendlich stellt die Atr. stapedia der Säugetiere ein komplexes Gebilde vor. Ein homologes Gefäss ist schon längst bei den Reptilien unter dem Namen Atr. facialis bekannt (Rathke, 57). Ausser der Lage dieser Arterie und ähnlichem Verbreitungsgebiete sind ihre Beziehungen zum Gehörknöchelchen nicht weniger charakteristisch. Bei den Säugetieren tritt sie öfters durch eine Oeffnung in der Stapes hindurch und ebenso tritt sie bei den Reptilien (wenigstens embryonal) zuweilen aber auch im erwachsenen Zustande (bei einigen Gekkos, Versluys, 98) durch die die Basis der Columella. Schliesslich ist eine homologe Arterie auch bei den Gymnophionen vorhanden, wo sie ebenfalls zuweilen durch eine Oeffnung im Gehörknöchelchen durchtritt (Ichthyophis, P. u. F. Sarasin, 90; embryonal bei Hypogeophis, Marcus, 10). Diese Arterie zweigt bei den Gymnophionen von dem zweiten Arterienbogen ab (Marcus, 10).

Meine Untersuchungen zeigen, dass dieses für die Tetrapoda so charakteristisches Gefäss auch bei den Urodela vorhanden ist. Embryonal entspringt die Art. petrosa lateralis wenigstens bei Ranidens und Salamandrella nicht von der Art. mandibularis, sondern viel weiter kaudalwärts von der Art. carotis interna an einer Stelle, welche der Abzweigungsstelle des Hyoidbogens gut entspricht. Wie bei Ranidens, so auch bei Salamandrella überkreuzt sie ventral die Anlage der Columella und zieht dann mit der Vena jugularis zum Antrum petrosum laterale. Diese Arterie nimmt also dieselbe Lage ein, wie die Art. facialis bei Sphenodon und vielen Gekkos (nach Versluys, 98). Also fällt nicht nur die Lage und das Verbreitungsgebiet, sondern auch der Ursprung beider Arterien zusammen. Die Art. petrosa lateralis der Amphibien ist der Art. facialis der Reptilien und der Art. stapedia der Säugetiere homolog.

Be: Ceratodus begrenzen die Fortsätze des Palatoquadratums einen ganz ähnlichen Raum welcher zwischen ihnen und der Aussenwand des Kraniums im vorderen Gebiete der Ohrkapsel liegt. Dieser Raum stellt die Trigeminofacialiskammer vor, welche zum ersten Mal von E. P. Allis (03) bei Scomber und von O. Veil (07) bei Lepidosteus beschrieben war und danach vom erstgenannten Autor bei einer ganzen Reihe von Fische incl. Ceratodus näher untersucht worden ist. Diese Kammer durchtritt, wie auch bei den Amphibien, die Vena jugularis, welche sich hier in zwei Aeste teilt — einen oberen, die Vena temporalis, welche dann durch die obere vordere Oeffnung mit dem N. maxillomandibularis V heraustritt, und einen unteren, die Vena pterygoidea, welche bei Ceratodus auf früheren Entwickelungsstadien, wie bei den Urodela, mit dem N. ophthalmicus profundus durch eine gemeinsame untere (innere) vordere Oeffnung heraustritt, auf späteren Stadien aber einen eigenen Austritt bekommt, infolge der Zerteilung der ursprünglichen Oeffnung. Ausserdem durchzieht diese Kammer eine Arterie, welche von Greil als Art. temporoorbitalis bezeichnet wurde und welche E. P. Allis mit der Art. carotis externa anderer Fische homologisiert. (Fig. 3.) Die Art. temporoorbitalis entspringt von der Art. hyoidea (Art. opercularis, Greil), zieht nach vorne über dem Knorpelstückchen, welche von K. Fürbringer als Hyomandibula e bezeichnet wurde (von Greil auch—epihyale) und ein unzweilfehaftes Homologon der Stapes der Am hibien vorstellt. Diese Arterie tritt mit der Vena jugularis zusammen durch die hintere Oeffnung in die Trigeminofacialiskammer hinein und geht durch die vordere obere Oeffnung (mit dem N. maxillomandibularis V) heraus in die Orbite. Nach Verlassung der Trigeminofacialiskammer, teilt sie sich sofort in zwei Aeste—einen oberen, welcher als Art. orbitalis bezeichnet werden kann, und einen unteren, welcher mit der Art. maxillomandibularis vergleichbar ist. Der Ursprung, die Lage und das Verbreitungsgebiet stimmt mit der Art. facialis der Tetrapoda überein und folgendlich müssen wir sie als homolog bezeichnen.

Also tritt bei den Amphibien und Dipnoer durch die hintere Oeffnung der Trigeminofacialiskammer der Tr. hyomandibularis VII hinaus und die Vena jugularis und Art. facialis herein durch die obere vordere Oeffnung treten der N. late-

ralis VII und der N. maxillomandibular's V, die Vena temporalis und At. facial s he aus; du ch die untere (innere) vordere Oef nung der Trigeminofacialislkammer treten de N. ophthalmicus p ofundu und d:e Vena pterygoidea herau . (Fig. 3.) Bei Ceratodus wird auf späteren Entw cke ungsstadien die letztere Oeffnung in zwei elbs ändige, für den Nerven und d:e Vene zerteilt; bei Protopterus wird, wie ich dass auf meiner Se ie sehe (20 mm. lange Larve) die obe e Oeffnung zerteilt, wobei der N. maxillomandibularis einen selbständiegen Austritt bekommt.

Wenn wir uns jetzt zu den Knochenganoiden wenden, so finden wir bei ihnen die Trigeminofacialiskammer mit demselben Organenkomplex verbunden; (Fig. 1 u. 2) hier erscheinen aber die Wände der Kammer nicht in der Form von Fortsätze des Palatoquadratums, sondern sind von dem letzteren ganz unabhängig. Bei Amia und ebenso bei Lepidosteuslarven (Fig. 1) finden wir anfangs (wie auch bei Ceratodus) nur zwei grosse Oeffnungen der Trigeminofacialiskammer— eine hintere, durch welche der Tr. hyomandibularis VII heraustritt und die Vena jugularis sammt mit e ner Arterie eintritt, und eine grosse vordere Oe fnung, durch welche der N. lateralis VII, der N. maxillomandibularis V, der N. ophthalmicus profundus, zwei Venen und einige Arterien austreten. Auf späteren Stadien wird aber auch hier die vordere Oeffnung du ch eine Knorpelbrücke in eine mediale Oeffnung zum Austritt des N. ophtahlmicus profundus und der beiden grossen Venen, und eine laterale, mit dem N. maxillomandibularis V, N. buccalis VII, und den Arterien. Der N. ophthalmicus superficialis VII tritt anfangs mit dem N. ophthalmicus profundus durch die innere Oeffnung heraus, später wird aber dieser obere Teil der Oeffnung abgeteilt. Diese grössere Oeffnungen der Trigeminofacialiskammer stimmen, also im allgemeinem mit den enigen der Dipnoer und der Amphibien überein; ausserdem sind aber noch andere kleine Oeffnungen vorhanden: oben ein enger Kanal mit dem N. oticus VII und einer kleinen Arterie und im Boden der Kammer bei Amia zwei Oeffnungen—eine, für den N. palatinus VII (welcher bei den Dipnoer durch die hintere Oeffnung heraustritt) und eine andere für die Art. carot s externa; bei Lepidosteus ist statt dieser zwei Oeffnungen nur eine vorhanden, durch welche der genannte Nerv heraus- und die Arterie hereintritt. (Fig. 1 u. 2.)

Also treten bei den Holostei in die Trigeminofacialiskammer nicht eine, sondern zwei Arterien ein. Durch die hintere Oeffnung tritt eine Arterie ein, welche E. P. Allis Arteria ophthalmica nennt. Diese Arterie hat mit der Art. ophthalmica magna nichts zu tuhn und deshalb ist der Namen nicht glücklich gewählt. Sie stellt einen Zweig der Arteria hyoidea (Art. hyoopercularis) vor und zieht durch die Trigeminofacialiskammer in den oberen Teil der Orbite hinein. Wir werden sie Art. temporalis nennen. Diese Arterie entspricht ihrem Ursprunge und der Lage nach der Arteria facialis, sie hat aber ein engeres Verbreitungsgebiet.

Ausserdem tritt in die Kammer eine andere Arterie—die Art. carotis externa (Allis), welche selbständig von der Art. carotis interna entspringt zwischen dem Hyoid-und Mandibularbogen. Diese Arterie giebt einen Verbindung zweig zur Art. temporalis ab, mit welch letzterer zusammen sie einen supraorbitalen, und einen infraorbitalen Ast bildet, um sich dann weiter in die Art. maxillomandibularis fortzusetzen. Also finden wir hier anstatt der einen Art. facialis der Dipnoer und der Amphibien zwei Arterien—die Art. temporalis und die Art. carotis externa.

Bei den Acipenseriden entspringt die Art. carotis externa von der Arteria hyoopercularis und durchzieht mit der Vena jugularis und dem Tr. hyomandibularis den Canalis facialis. Es scheint, wir haben auch in diesem Falle ein Resultat der Vereinigung beider Arterien wie in der Art. facialis.

Mit der Trigeminofacialiskammer der Fische ist folgendlich ein ganz bestimter Komplex von Nerven und Blutgefässen verbunden, welche bei den Tetrapoda zwischen dem Quadratum und der Aussenwand des Neurokraniums liegen. Es ist ganz klar, dass die Oeffnungen der Trigeminofacialiskammer der Dipnoer (und Amphibien) und der Holostei homolog sind, wenn die beide vorderen Oeffnungen sich auch weiter teilen können. Wenn die Oeffnungen homolog sind, so müssen auch die sie teilende Scheidewände, und folgendlich auch die Aussenwände der Trigeminofacialiskammer selbst homolog sein. Zu diesem Schlusse ist auch Allis gekommen, dessen Arbeit über die Kammer be Ceratodus (1914) leider nur nach vollendeter, ganz selbstständiger Bearbeitung desselben Themas in meine Hände gelangte. Wenn dieser Schluss richtig ist,

so sind die Homologa der Fortsätze des Palatoquadratums der Amphibien und der Dipnoer dei den Holostei nur mit dem Neurokranium und nicht mit dem Palatoquadratum verbunden.

Einige Verbindung des Palatoquadratums mit der Wand der Trigeminofacialiskammer besteht aber bei den Holostei doch. Wie bei Amia, so auch bei Lepidosteus artikuliert das Palatoquadratum mit Hilfe eines besonderen Fortsatzes vorn mit dem Boden der Trigeminofacialiskammer. (Fig. 1, 2.) Wenn wir uns vorstellen, dass statt dieser Artikulation eine Verwachsung eintritt, so werden wir dieselben Beziehungen finden, welche für die Dipnoer und die Tetrapoda charakteristisch sind. (Fig. 4 и 5.)

Wenn die Frage der Herkunft der Autostylie der Dipnoer und der Tetrapoda in dieser Weise sehr einfach gelöst wird, so entsteht aber gleich eine andere Frage—was für eine Bedeutung hat die Trigeminofacial skammer selbst? Stellen ihre Wände Teile des Neurokraniums vor, oder müssen sie zum Visceralskelett gerechnet werden?

Allis meint, dass die Wände der Trigeminofacialiskammer einen visceralen Ursprung haben—der Boden derselben soll durch einen Fortsatz des Palatoquadratums gebildet sein (ein Homologon des Processus basalis, welchen Allis bei Chlamydoselachus findet) und die Seitenwände auf Kosten mesodermaler Zellen, welche den pharyngealen Elementen des premandibularen (Homologon des Proc. ascendens) und des mandibularen (Homologon des Proc. oticus) Wisceralbogens entsprechen und die- Fähigkeit zum Verknorpeln bewahrt haben. Die Verknörpelung dieser Zellen findet entweder im Zusammenhange mit der Wand des Neurokraniums oder in Verbindung mit dem Palatoquadratum statt.

Mir scheint es, dass in diesen Ansichten zu viel hypotetisches enthalten ist und gleichzeitig befriedigen sie uns sehr wenig, weil man dabei kein klares Bild irgend eines phylogenetischen Processes erhält. Die tatsächlichen Resultate der Untersuchungen von E. P. Allis (14) über das entsprechende Gebiet des Kraniums der Selachier ergeben, wie es mir scheint, viel mehr für die Frage nach der Herkunft der Trigeminofacialiskammer, als die eben angeführte Hypotese.

Bei den Selachiern ist an der inneren Wand des Neurokraniums ein Recessus Acustico-trigemino-facialis vorhanden, in welchem die entsprechende Ganglien liegen und welcher zuweilen vermittels einer Membran von dem Cavum Cranii abgegrenzt ist (Chlamydoselachus). Was die Vena jugula-

ris, die Art. carotis externa und den N. palatinus VII betrifft, so sind die Beziehungen derselben zur Wand des Neurokraniums sehr verschieden—bei den niederen Formen ziehen sie von Aussen der Kranialwand entlang (Chlamydoselachus), oder sind in einer Masse mit der Kranialwand verbundenem Bindegewebe eingebettet (Heptanchus); bei den höheren Formen liegen diese Gefässe und der Nerv zuweilen in besonderen Kanalen, welche in die Kranialwand selbst einverleibt sind (Acanthias). Also ist hier schon das Charakteristische im Processe der Einschliessung der Vena jugularis und der Art. carotis externa auf einer gewissen Strecke in die Wand des Neurokraniums eingetreten. Auch bei den höheren Fischen finden wir die Trigeminofacialiskammer auf verschiedenen Entwickelungsstadien. Bei Scomber sind noch als selbstständige Bildungen ein Recessus trigeminofacialis und ein ihm paralleler Kanal für die V. jugularis und die A. carotis externa vorhanden. Bei Lepidosteus wird dieser Kanal mit dem Recessus vereinigt und die in dieser Weise entstandene Trigeminofacialiskammer wird vom Cavum Cranii vermittels einer Knochenlamelle abgegrenzt. Bei Amia, Polypterus und vielen Knochenfischen ist der Process noch weiter gegangen und die Trigeminofacialiskammer hat sich mit der Fossa hypophysi durch die Bildung eines Augenmuskelkanals vereinigt.

Also erscheint es viel wahrscheinlicher zu sein, dass die Trigeminofacialiskammer einen neurokranialen Ursprung hat.

Nach Allis soll bei den Dipnoer die ursprüngliche Verbindung des Palatoquadratums mit dem Neurokranium vermittels eines Processus basalis erhalten sein und ausserdem eine Verbindung vermittels der Mesodermzellen, welche den pharyngealen Elementen entsprechen, eingetreten sein. Der Processus metapterygoideus der Holostei ist nicht vorhanden. Ich denke, wir haben gar keinen Grund den Processus basalis als eine besondere Bildung, als Fortsatz des Palatoquadratums, den übrigen Teilen der Wand der Trigeminofacialiskammer gegenüberzustellen. Anderseits zeigt die Vergleichung mit den Holostei, dass die Verbindung des Palatoquadratums mit dem Neurokranium vermittels desselben Processus metapterygoideus wie bei den letzteren eingetreten war. Dieser Fortsatz ist nicht verschwunden, sondern ist an die Wand der Trigeminofacialiskammer an der Stelle der früheren Angliederung angewachsen.

Damit will ich nicht sagen, dass die Tetrapoden von den Dipnoer und diese letztere von den Holostei entstanden sind. Die Angliederung des Palatoquadratums an den Neurokranium vermittels eines Processus metapterygoideus hat früher eine viel weitere Verbreitung gehabt und war warscheinlich auch bei den ältesten Crossopterygii vorhanden. Die Dipnoer stellen allzu spezialisierte Formen vor und die Autostylie derselben ist ein Resultat von konvergenter oder paralleler Entwicklung aus einer ursprünglichen Amphistylie desselben Typus, welchen wir bei den Holostei treffen.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Graphische Rekonstruktion eines embryonalen Schädels von **Lepidosteus** (14 mm. lang) nach Sagittalschnitten. (S. 252).

Fig 2. Schema des embryonalen Schädels von Amia mit Bezeichnung der Oeffnungen der Trigeminofacialiskammer (nach einer sagittalen Rekonstruktion gezeichnet). (S. 252).

Fig. 3. Schema des embryonalen Schädels von Ceratodus mit Bezeichnung der Oeffnungen der Trigeminofacialiskammer (nach einer sagittalen Rekonstruktion gezeichnet). (S. 253).

Fig. 4. Schema des amphistylen Schädels der Holostei. (S. 253).

Fg. 5. Schema des autostylen Schädels der Amphibien. (S. 253).

Bezeichnungen zu Fg 1—3: *a. c. e.* — Arteria carotis externa, *a. fac.* — Arteria facialis, *a. t.* — Arretia temporalis, *hm.* — Tr. hyomandibularis VII. *mm.* — N. maxillomandibularis V, *o. p.*—N. ophthalmicus profundus, *o. s.*—N. ophthalmicus superficialis, pal. — N. palatinus VII, *pq.* — Palatoquadratum, *v.* j. — Vena jugularis, *v. pt.* — Vena pterygoidea, *v. t.* — Vena temporalis.

История развития языка Chamaeleo Bilineatus.

С. А. Северцов.

(Из Института Сравнительной Анатомии 1-го Московского Государственного Университета.)

(С 5-ю рисунками в тексте.)

Язык рептилий является не только органом вкуса и органом, способствующим заглатыванию пищи, но иногда обращается в специальный орган осязания или служит для ловли добычи; поэтому в разных группах рептилий он имеет и разную внешнюю форму и большие различия в своем внутреннем строении. У одних форм язык короткий и мясистый, у других тонкий и длинный и лежит в особом влагалище, будучи тесно связан с образом жизни и всей организацией животного. Несмотря на это, сам по себе, он мало связан с окружающими органами и поэтому в онтогенезе почти не подвергается корреляливным изменениям. Благодаря всему этому история развития языка может дать ценные данные для филогенеза рептилий. Хамелеоны являются крайне специализованными древесными животными с своеобразными конечностями, с особой биологией. Они занимают не вполне выясненное место в системе, и эволюция языка может дать ценные указания на их происхождение.

Язык хамелеонов может высовываться изо рта почти на длину тела животного, то-есть у Chamaeleo vulgaris или bilineatus почти на 8 дюймов. Благодаря этому они ловят летающих насекомых с относительно далекого расстояния без прыжка и могут жить на тонких концах древесных ветвей, где последние держатся. Вся организация хамелеонов приспособлена к этой среде: они осторожно лазают по веткам, обхватывая их клешнеобразной лапой, изменяют свою окраску в зависимости от цвета окружающей среды; наконец, обладают прекрасным зрением и могут двигать каждым глазом порознь. Заметив издали севшее насекомое, хамелеон незаметно подкрады-

вается к нему на расстояние длины языка, прицеливается, выбрасывает язык и втягивает с насекомым в рот. Удар производится настолько быстро, что нельзя уследить его глазом. Хамелеоны могут ловить насекомых даже налету. Насекомое приклеивается к языку особой слизью, которая выделяется железами на передней выпуклой поверхности языка. Эти железы окружены волокнами M. submucosus, которые выдавливают из них секрет. Когда же язык находится во рту, то место, занятое железами, образует особую ямку, благодаря чему насекомое легко отстает от языка и слизь не пачкает рта.

Морфологические и физиологические особенности языка хамелеона издавна вызывали к себе интерес анатомов, но только в конце XIX века вопрос был выяснен окончательно работами Брюкке (1852) и Катаринера (1894), хотя верные соображения высказывал уже Дювернуа в 1832 году.

Язык хамелеона естественно разделяется на две части: массивную переднюю и длинную тонкую, способную собираться в складки, заднюю. Немецкие авторы их называют Zungenkeule и Zungenschlauch. В спокойном состоянии вся задняя часть языка скрыта в особом влагалище. По своей оси язык пронизан особым каналом со стенкой из плотной фасции. В этом канале лежит передний отросток basihyale, так называемый os entoglossum. Язык настолько свободно скользит по этой кости, что если мертвого хамелеона с открытым ртом повернуть головой вниз, то язык выскальзывает и повисает во всю свою длину. Язык, собранный в складки, занимает в пять раз меньше места, чем когда он в вытянутом состоянии, и ни у одной рептилии нет такого длинного, и в то же время способного настолько укорачиваться, языка.

Поскольку я мог проверить описанное Катаринером строение мускулатуры взрослого хамелеона на своих препаратах, оно совершенно правильно, и я ограничусь кратким описанием, разделив мускулы на группы по их функции. При этом в настоящем сообщении я займусь только мускулатурой соматической, иннервируемой нервами XII-ой пары, так как висцеральная мускулатура только косвенно содействует движению языка, опуская и поднимая подъязычную кость.

Соматическую мускулатуру n. hypoglossi мы можем разделить на две главные группы. 1) мускулы, действующие на скелет языка (подъязычная кость и ее рожки), и 2) мускулы собственно языка.

Каждая из этих групп делится на протракторы, двигающие подъязычную кость или свободный язык вперед, и ретракторы, вле-

кущие их назад. Протракторы свободного языка принадлежат к кольцевой и поперечной мускулатуре языка, так что начинаются и кончаются в его фасциях. Несколько особое положение занимают m. m. genioglossi или лучше m. m. geniovaginales хамелеона, которые образуют нечто в роде сфинктера влагалища в толще его переднего края.

К мускулатуре скелета языка принадлежат: 1) m. m. geniohyoidei,—они начинаются от симфиза нижней челюсти и прикрепляются к basihyale и к ее передним рожкам; 2) m. m. genioceratoidei, которые начинаются там же, проходят между висцеральными m. m. mylohyoidei anterior и posterior и прикрепляются к малым рожкам подъязычной кости; 3) часть волокон m. m. geniovaginales, которая переходит в сухожилие и прикрепляется к малым рожкам подъязычной кости. При сокращении этих мускулов подъязычная кость двигается вперед. Антагонистами вышеуказанных мускулов являются ретракторы языка: 1) m. m. sternohyoidei,—начинаются на sternum, прикрепляются к подъязычной кости; 2) m. m. sternoceratoidei,—начинаются над первыми и идут к большим рожкам подъязычной кости; 3) m. m. omohyoidei,—начинаются от переднего края лопатки и прикрепляются к большим рожкам подъязычной кости. Действием всех этих мускулов обеспечивается быстрое движение подъязычной кости, а следовательно, и языка назад. Переходим к мускулам собственно языка (вторая группа). К ретракторам свободного языка принадлежат m. m. hyoglossi или m. m. longitudinales linguae; они сильно развиты в задней части языка, где со всех сторон окружают bursa mucosa, а в передней—в виде тонких лент идут по бокам главного кольцевого мускула языка accelerator L., чтобы в конце языка перейти на дорсальную сторону этого мускула.

Здесь m. m. longitudinales делятся каждый на m. m. longitudinales superficiales и profundus и кончаются около m. submucosus. К кольцевой мускулатуре языка принадлежит несколько мускулов; самым поверхностным является кольцевой слой, лежащий под кожей языка вокруг m. m. hyoglossi. Он регулирует складки задней части языка, а в передней доходит до m. submucosus, но развит значительно слабее. Самым значительным мускулом передней части языка является m. accelerator linguae: он заключен в собственную фасцию и имеет вид трубки, в канале которой проходит Bursa mucosa, с лежащей в ней os entoglossum.

Передний край m. accelerator linguae имеет два выроста: дорсальный и вентральный. Направление волокон этого мускула очень

сложно (рис. 3 и 4, *m. ac.*). В самом переднем конце оно кольцевое, далее назад направление волокон меняется на радиальное, и они пологими дугами соединяют внутреннюю и наружную фасцию мускула. Поэтому поперечный разрез через середину m. accelerator напоминает ирисовую диафрагму, кроме того наблюдается чередование слоев мускульных волокон, так что волокна предыдущего слоя наклонены направо, а последующего—налево. Работой Катаринера установлено, что при сокращении своих волокон m. accelerator в целом удлиняется, а его канал несколько расширяется. Передне-верхнюю поверхность языка занимают m. m. submucosus и m. pulvinar Они лежат непосредственно под кожей языка и покрывают все остальные мускулы. M. submucosus лежит под железистым полем слизистой ямки языка, его функцией является выдавливание слизи из желез и выправление слизистой ямки; в этом ему помогает m. depressor, который начинается от нижнего края. M. submucosus 5-ю пучками поднимается вверх, охватывая самую глубокую часть дна слизистой ямки, и кончается в ее верхней стенке (рис. 5, *m. D.*).

M. pulvinar Брюкке лежит в dorsum linguae непосредственно за m. submucosus; волокна его идут косо навстречу друг другу и поперечно оси языка (рис. 4, *m. P.*) Последним мускулом, который мы должны описать, является m. geniovaginalis. У Chamaeleontes он только у эмбрионов входит в число мускулов языка, а у взрослых начинается вместе с m. geniohyoideus у симфиза нижней челюсти и в стенке влагалища поднимается кверху, чтобы соединиться со своей парой несколько впереди трахеи.

Для настоящего исследования я использовал серию эмбрионов Chamaeleo bilineatus. У самого молодого из них длина головы была $3^1/_2$ мм., у самого старого—7 мм. На поздней стадии развития язык уже похож на язык взрослого, только нет еще слизистой ямки на переднем конце языка и m. m. hyoglossi не достигли своей окончательной длины. Я уже говорил, что задняя часть языка взрослого хамелеона собрана в складки и что вытянутый язык в 5 раз длиннее сокращенного, следовательно, m. m. hyoglossi должны вырасти в пять раз, и этот рост происходит на самых поздних стадиях онтогенеза. При исследовании этих стадий можно заметить, что нерв 12-ой пары, проходящий между их волокнами, длиннее мускула, так как его изгибы настолько сильно выражены, что весь нерв похож на перекрученный шнурок.

Автор наиболее точной и полной работы о языке хамелеона, Катаринер, говорит, что выбрасывание языка производится комбинированным действием его мускулов. Основным моментом выбрасывания является действие m. m. genio- и ceratohyoidei. Они, сокращаясь, резко толкают подъязычную кость, а следовательно, и os entoglossum с надетым на нее языком вперед. Когда она задержится натяжением ретракторов скелета языка, язык соскальзывает с нее и летит вперед, пока не натянутся m. m. longitudinales и особый эластический тяж, соединяющий внутри канала языка передний конец bursa mucosa с концом os entoglossum. Одновременно напрягается m. accelerator linguae: передний конец его, где лежат кольцевые волокна, сжимает шарикообразный конец os entoglossum и соскальзывает с него, как с наклонной плоскости, в то же время вся трубка его мгновенно удлиняется и он, опираясь на basihyale, отскакивает, как пружина, вперед, а расширение трубки облегчает скольжение языка по os entoglossum.

Возвращение языка производится совокупным сокращением мускулов ретракторов подъязычной кости и подвижного языка. Когда же m. m. hyoglossi ослабеют и начнут собираться складки языка, то дальнейшее возвращение происходит благодаря приобретенной скорости и упругости эластического тяжа. Когда язык окажется во рту, то снова образуется слизистая ямка, благодаря чему насекомое легко отстает от языка. Выправление и образование слизистой ямки было описано раньше.

Таково строение и действие языка хамелеонов, как оно описано в анатомо-физиологических работах и каким я видел его на своих препаратах. Чтобы выяснить морфологическое значение описанных образований, нужно сравнить его с морфологией языка других рептилий. Подробное описание истории развития их языка составит содержание другой статьи, а здесь я воспользуюсь некоторыми выводами из своих наблюдений и литературными данными для выяснения сходств и различий между ящерицами и хамелеонами.

Язык ящерицы напоминает вытянутый треугольник. Его передний конец раздвоен и образует вилку, а задний край имеет выемку, в которую заходит передний конец трахеи. Последняя отделяется от языка глубокой бороздой, так что язык может двигаться вперед, не увлекая за собой трахеи. Os entoglossum имеется, но лежит значительно ниже главной массы мускулатуры языка, чем у хамелеона, вследствие чего кончик языка может изгибаться. В языке ящерицы мы найдем следующие мускулы: m.m. sterno- и geniohyoidei,

то-есть мускулы нашей первой группы; они представляют мало отличий от описанного для хамелеона. Главную массу языка составляют мощные m. m. hyoglossi, над ними находится m. transversus. Он занимает всю дорсальную поверхность языка. Os entoglossum, особенно в передней части, лежит значительно ниже описанных мускулов.

На поперечном разрезе языка ящерицы мы увидим три кольцевых мускула: два по бокам, вокруг m. m. hyoglossi, и один между и несколько ниже их, вокруг os entoglossum. Часть мускульных волокон этих колец переходит друг на друга или в m. transversus. M. genioglossus начинается вместе с m. geniohyoideus, затем постепенно подымается вверх, под кожей языка, достигая m. transversus linguae.

M. m. genio- и sternohyoidei двигают подъязычную кость вперед и назад; m. genioglossus тянет язык вперед, а удлинение самого языка производится сокращением кольцевых мускулов на ослабленные m. m. hyoglossi. Наконец, изгибание языка вправо и влево достигается неравномерным сокращением m. m. hyoglossi, разделенных между собою той же кольцевой мускулатурой. Конечно, кроме упомянутых движений, язык ящерицы может делать и другие, например когда последняя глотает пищу.

После всего сказанного мы видим разницу в строении и действии языка хамелеонов и Lacertilia, так как описанное преимущественно для Lacerta может относиться ко многим представителям этой группы.

Она заключается в разных принципах вытягивания языка. У ящерицы оно производится непосредственным действием мускулов собственно языка, их растягиванием, тогда как у хамелеона выбрасывание производится, главным образом, мускулами скелета языка. Мускулы собственно языка лишь ускоряют движение.

Теперь мы переходим к истории развития языка хамелеона, так как только она может объяснить его особенности. Я следил развитие языка на обычных препаратах, окрашенных борным кармином, Bleu de Lion или по Маллори. Для исследования внешней формы и распределения мускулов делал графические реконструкции.

Так как ранние стадии развития более или менее одинаковы у всех Sauria и очень детально описаны Каллиусом для Lacerta muralis, то я не буду останавливаться на самых ранних образованиях внешней формы языка. Он закладывается в виде бугорка на дне

полости рта, но уже очень рано, когда мускульные клетки еще не диференцировались; бугорок принимает форму выпуклого валика; в этом уже замечается отличие от соответственного зачатка плоского языка ящерицы (рис. 2, общая форма язычного валика).

У эмбриона с длиною головы около 4 мм. на переднем конце описанного валика образуется рудиментарная вилка, такая же, как у эмбрионов ящерицы или ужа. Она скоро редуцируется, но ее появление указывает, что у предков хамелеонов некогда был разветвленный язык.

Передний конец трахеи лежит на этой стадии над задним краем basihyale, но вместе с ростом языка он постепенно продвигается вперед. Это делается особенно заметно с образованием влагалища языка.

Зачаток его появляется у эмбриона с длиной головы 4—4$^1/_2$ мм. в виде горизонтальной бороздки у переднего края основания языка, далее назад она по боковой поверхности языка постепенно поднимается на дорсальную сторону и сходится с противоположной бороздой несколько впереди трахеи. Благодаря углублению описанного зачатка образуется складка слизистой оболочки языка, которая постепенно отделяет m. genioglossus от остальных мускулов языка. Процесс идет дальше, и вся передняя часть языка оказывается отрезанной от дна полости рта. Теперь влагалище со всех сторон окружает корень языка и начинает расти в каудальном направлении, отделяя os entoglossum и ретракторы языка от окружающих тканей (рис. 5). На более поздней стадии, у зародышей с длиной головы 7 мм., влагалище доходит до подъязычной кости, и весь язык приобретает форму языка взрослого хамелеона, недостает только слизистой ямки, а задняя часть только начинает собираться в складки.

Переходим к развитию мускулатуры. У меня не было достаточно ранних эмбрионов, чтобы видеть образование почек в затылочных миотомах, и я не знаю, какие из них дают подъязычную мускулатуру. Возможно, что их меньше, чем у ящерицы, соответственно меньшему числу эмбриональных корешков nervi hypoglossi, которых 3 у хамелеона и 4 у ящерицы. Мы начнем со стадии, когда зачаток подъязычной мускулатуры достигает basihyale. Здесь он разделяется: нижняя часть образует musculus geniohyoideus, верхняя m. hyoglossus: когда первый дорастает до нижней челюсти, из его переднего конца развивается m. genioglossus (рис. 1, *m. Gg.*) Его волокна растут веерообразно вверх под кожей языка. Зачаток

m. hyoglossus растет вперед под дорсальной поверхностью языка по бокам от зачатка os entoglossum (рис. 1, *m.Hg.*), который на этой стадии представлен полоской мезенхиматозных клеток и является продолжением хряща basihyale под дорсальной поверхностью язычного валика. Хондрификация os entoglossum начинается от basihyale и постепенно переходит к концу зачатка. Тогда os entoglossum делается похожей на тонкую хрящевую палочку *Bh* (рис. 5).

Рис. 1. Сагиттальный разрез через нижнюю челюсть и язык Chamaeleo bilineatus: *m. Sh.*—musculus sternohyoideus, *m. Hg.*—musculus hyoglossus, *m. Gh.*—musculus geniohyoideus, *m. Gg*—musculus genioglossus, *m. P.*—musculus pulvinar, *Mn*—зачаток нижней челюсти, *C.an.* и *C.pt.*—передние и задние рожки подъязычной кости.

Мы описали первоначальную закладку мускулатуры, но уже очень рано начинается ее усложнение; так на рисунке первом (рис. 1) над m. hyoglossus (*m.Hg.*) видна полоска клеток (*m. P.*)—это общий зачаток m. pulvinar и кольцевой мускулатуры. Это видно лучше на поперечном разрезе (рис. 2), который принадлежит стадии более поздней, когда на конце языка есть вилка. Этот разрез прошел через переднюю треть язычного валика там, где m. m. genioglossus отходит от m. geniohyoideus (рис. 2, *m.Gg.* и *m.Gh.*). Интересно отметить расстояние между ними и мускульной массой вокруг os entoglossum, потому что в этой области произойдет отделение языка. Латерально от os entoglossum лежат m. m. hyoglossi (рис. 2, *m. Hg.*). Оба эти мускула и os entoglossum окружены каждый мускульными клетками, образующими 3 зачатка кольцевых мускулов.

Будущий m. accelerator (рис. 2 *m.Ac.*) равновелик кольцам m. m. hyoglossi (рис. 2 *m.An.*). На этой стадии между дорсальным эпителием и кольцевыми мускулами видна еще группа клеток (рис. 1 и последующие *m.P.* и *m.Sn.*). Это зачаток m.m. pulvinar и submucosus, которые, следовательно, закладываются, как m. transversus ящерицы. Просматривая другие срезы той же серии по направлению к переднему концу, мы увидим: переднюю часть

m. genioglossi. Мускул каждой стороны закладывается двумя зачатками: латеральный соответствует той части волокон m. genioglossi, которая растет вверх (рис. 1, *m.Gg.*), второй, медиальный, подходит к кольцевой мускулатуре там, где зачаток m. accelerator сходится с мускульными кольцами вокруг m. hyoglossi. Эти кольцевые мускулы, которые хорошо развиты у ящерицы, я буду называть musculi annulares hyoglossi.

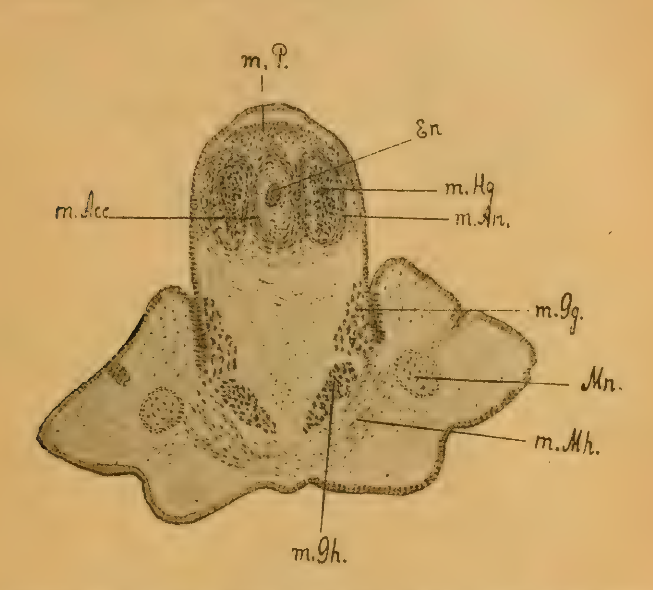


Рис. 2. Поперечный разрез через переднюю треть языка на несколько более поздней стадии: *m.Mh.*—musculus mylohyoideus, *En.*—os entoglossum, *m.An.* — зачатки m. m. annulares hyoglossi, *m.Acc.*—зачаток musculus accelerator linguae. Остальные обозначения, как на рис. 1-ом.

На более поздних стадиях развития из описанных зачатков образуются отдельные мускулы. Мы их рассмотрим у зародыша с длиной головы около 6 мм. На рисунках 3 и 4 изображены 2 поперечных разреза языка этой серии. На рис. 3 разрез прошел через конец os entoglossum, на рис. 4 там, где сходятся вентральный и дорсальный выросты m. accelerator linguae, os entoglossum окружена мезенхимными клетками. На их месте впоследствии образуется осевой канал языка. Кнаружи от них лежит толстый слой рыхлой соединительной ткани. Повидимому, это будущий эластический тяж (рис. 3 и 4 *Tr.e.*). Он окружен фасцией и ближе к переднему концу

языка соединяется с вентральным выступом m. accelerator. На рисунке 3-м направление волокон в этом мускуле кольцевое, но

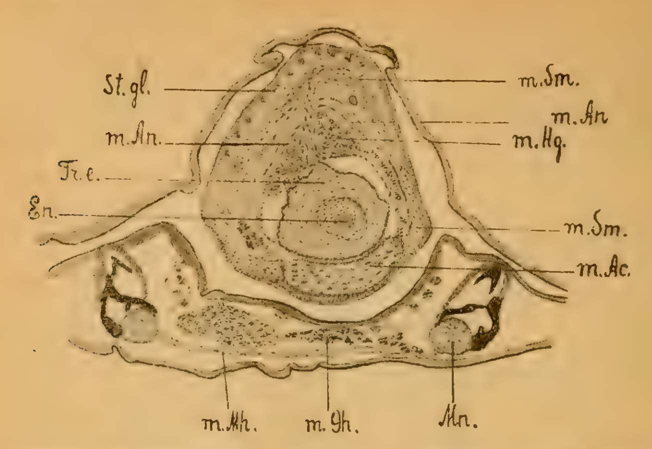


Рис. 3. Поперечный разрез языка эмбриона с длиной головы 6 мм.: *Tr.e.*—зачаток эластического тяжа вокруг os entoglossum. *m.An.*—рудименты musculi annulares hyoglossi, *St.gl.*—слой со слизистыми железами, *m.Sm.*—слой эмбриональных, мускульных клеток. Остальные обозначения прежние.

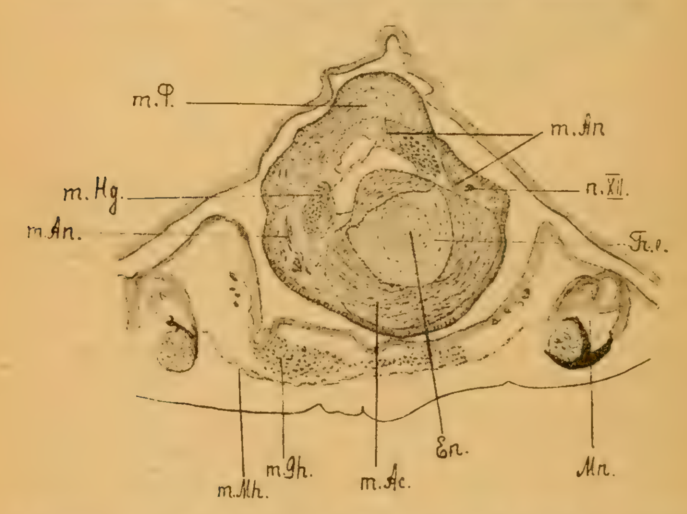


Рис. 4. Разрез той же серии, но на несколько срезов сзади от предыдущего: *n. XII.*—ramus lateralis nervi hypoglossi. Остальные обозначения прежние.

уже на рисунке 4. где он со всех сторон охватывает соединительнотканный тяж, часть волокон начинается на внутренн й, а кончается на внешней фасции мускула. На срезах, лежащих каудально от опи-

сываемого, направление волокон делается радиальным, таким же, как в языке взрослого хамелеона. На рис. 3, непосредственно под эпителием, виден слой эмбриональных мускульных клеток (рис. 3 *m.Sm.*). Дорсально он подстилает слой, в котором лежат слизистые железы языка. Это зачаток m. submucosus, так как на более поздних стадиях его волокна тесно оплетают слизистые железы. На рис. 4 желез уже нет, и под дорсальным эпителием языка находится m. pulvinar (рис. 4 *m.P.*). На более поздних стадиях развития он отделяется фасцией от m. submu

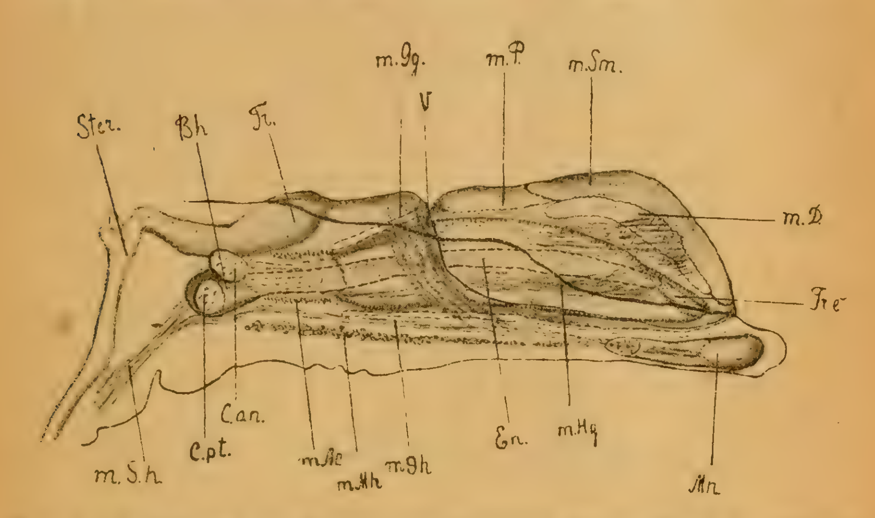


Рис. 5. Сагиттальная графическая реконструкция языка Chamaeleo bilineatus. Эмбрион несколько моложе, чем на рис. 3 и 4: *m.Ac.*—мускульный слой, окружающий оба musculi hyoglossi вместе, *v.*—влагалище, *m.D.*—musculus depressor, *Tr.*—трахея, *Bh.*—basihyale, *Ster.*—грудина.

cosus, но пока этой фасции еще нет. На рисунке 3 видно, что m. m. longitudinales linguae окружены мускульными клетками, которые представляют собой рудимент m. m. annulares hyoglossi (рис. 3 *m. An.*). Часть его волокон подходит к m. submucosus, а другая окружает m.m. longitudinales со всех сторон. Часть этих волокон видна и на рисунке 4 (*m.An.*). Интересно отметить, что nervus hypoglossus (рис. 4, *n.XII*) лежит между этими волокнами, латерально от m. m. longitudinales linguae, то-есть так же, как лежит наружная ветвь nervi hypoglossi в языке ящерицы или геккона.

Прежде чем рассматривать значение описанных мускулов, обратимся к рисунку 5, на котором представлена графическая

реконструкция языка. Эта стадия несколько моложе предыдущей. Черный контур означает последний латеральный срез реконструкции; на его уровне перерезаны нижняя челюсть и рожки подъязычной кости. Язык и его влагалище просвечивают сквозь него. Вся передняя часть языка лежит свободно, поддерживаемая валиками, которые, постепенно поднимаясь кверху, образуют устье влагалища (рис. 5,*v*). Дно его на этой стадии находится на уровне переднего конца трахеи (*Tr.*). Под трахеей лежит basihyale (*Bh.*) и ее рожки (*C.an.*, *C.pt.*) .Она в виде длинной хрящевой палочки продолжается в язык, образуя os entoglossum (*En*). Каудально от basihyale намечен плечевой пояс (рис. 5, *Ster.*), под ним лежит m. sternohyoideus (рис. 5, *m.Sh.*). Он прикрепляется к basihyale и продолжается в m. hyoglossus (рис. 5, *m.Hg.*), который в виде широкой ленты тянется латерально от m. accelerator linguae. M. geniohyoideus (рис. 5, *m.Gh.*) начинается вместе с m. hyoglossus и соединяет basihyale с нижней челюстью. Вокруг os entoglossum лежит эластический тяж (*Tr.e.*). Он продолжается вперед от конца os entoglossum и достигает конца m. accelerator. У последнего еще не развился дорсальный выступ. На этой стадии дно влагалища достигает его заднего края. На m. accelerator и m. m. hyoglossi сверху налегают m. m. pulvinar (рис. 5, *m. P.*) и submucosus (рис. 5, *m. Sm.*), каудально их общая закладка кончается там, где передняя часть языка выходит из влагалища. Так как эти мускулы еще не разделены, то черный контур показывает медиальный разрез области, где развиваются слизистые железы. Всю заднюю часть m. m. hyoglossi между m. accelerator и basihyale окружает тонкий кольцевой мускул (рис. 5, *m. Ae.*), который по своему положению, между эпителием языка и m. m. hyoglossi, гомологичен m. submucosus (рис. 3).

На более поздних стадиях развития новообразований не происходит. Замечается только развитие волокон в уже имеющихся мускулах. M. submucosus тесно оплетает железы; окончательно редуцируются m. m. annulares hyoglossi. M. pulvinar отделяется от m. submucosus. M. m. hyoglossi в передней части языка делаются более тонкими и разделяются на m. m. longitudinales superficiales и m. profundi. К сожалению, мне не удалось выяснить происхождение m. depressor (Катаринер), но по положению и его отношению к слизистой ямке он, вероятно, принадлежит к кольцевой мускулатуре, а не к продольной.

Таково коротко изложенное развитие языка Chamaeleo bilineatus. Теперь мы должны его сравнить с языком других Lacer-

tilia. Мы нашли, что m. accelerator закладывается вокруг os entoglossum и на своем конце сохраняет кольцевое расположение волокон; кроме того мы нашли рудиментарные кольцевые мускулы вокруг m. m. longitudinales linguae. Эти последние лежат латерально от os entoglossum, а сверху на все три образования налегает m. m. pulvinar, с его первоначально горизонтальным направлением волокон. Если мы себе представим рудименты m. m. annulares hyoglossi равными по мощности m. accelerator и с функционирующими мускульными волокнами (ср. рис. 2), а m. submucosus и кольцевой мускул, окружающий m. m. hyoglossi в задней части языка, лежащими латерально от m. m. annulares hyoglossi (рис. 3) и признаем гомологичными тем частям кольцевой мускулатуры ящерицы, которые связывают между собою периферию всех трех кольцевых мускулов ящерицы и заходят в m. transversus, то мы получим полное соответствие между эмбриональным языком хамелеона и языком взрослой ящерицы. Мне кажется, что указанные сходства между эмбриональным языком хамелеона и языком взрослой Lacerta позволяют заключить, что и предки хамелеонов были похожи на современных ящериц. Работа А. Н. Северцова о конечностях хамелеона подтверждает эту гипотезу. Является вопрос, как происходила эволюция языка хамелеона? Для этого нужно сопоставить строение и историю развития языка с биологией обоих животных и анализом всех этих данных попытаться установить возможный путь эволюции хамелеонов.

Непосредственно сближать современный род Lacerta с хамелеонами нельзя уже потому, что у первой нет слизистых желез на конце языка, а у хамелеона они прогрессивно развиты, но все-таки язык предков хамелеона был языком типичной ящерицы. Особенности хамелеона сводятся, во-первых, к образованию влагалища, и, следовательно, выключению из числа протракторов языка m. m. genioglossi; во-вторых, к удлинению m. m. hyoglossi, особенно в задней части, и некоторой редукции их в передней, наконец, к неравномерному росту и перераспределению волокон в кольцевых мускулах. Сравнительно слабо развитое у ящериц мускульное кольцо вокруг os entoglossum обращается в мощный m. accelerator linguae у хамелеона. В его канале разрастается толстый слой упругой соединительной ткани, которого у ящерицы нет. Сильно развитые у ящерицы m. m. annulares linguae у хамелеонов редуцируются.

Является вопрос: в какой последовательности в ряду предков хамелеонов происходили эти изменения?

Мы уже говорили в начале статьи о роли отдельных мускулов при движениях языка ящерицы. В разных группах Sauria они развиты не одинаково; изучение истории развития и детальное сравнение разных форм позволило мне установить несколько типов языка Sauria.

Различные формы языка тесно связаны с биологией животных и укладываются в ряды по трем главным направлениям эволюции языка. Эти ряды сводятся к основному, не специализированному типу языка Lacertilia.

Язык Lacerta muralis оказался сравнительно близким к этому основному типу языка. Он может выполнять три функции: во-первых, этот орган помогает проглатыванию пищи механически и выделением своих желез; во-вторых, это орган осязания или ощупывания встречных предметов и пищи. Характерным признаком ощупывающего языка является его раздвоенный кончик (повидимому, это нужно для увеличения осязательной поверхности).

Последней функцией языка является ловля добычи, а случай крайнего развития этой функции представляют хамелеоны. Для этой функции выгодна большая длина языка, быстрота движения и некоторая массивность, чтобы была широкая поверхность, к которой прилипает насекомое. Язык наилучше известной Lacerta muralis или agilis может выполнять все три функции. Часто можно наблюдать, как ящерица ощупывает языком пищу и другие предметы; когда она пьет, то слизывает капли росы с листьев травы. От этого уже легко перейти к слизыванию мелких насекомых. Высовывание языка у ней производится, во-первых, действием m. m. genioglossi и geniohyoidei, которые тянут вперед весь язык; во-вторых, сокращением m. m. annulares hyoglossi, которые сжимают мускулы-ретракторы языка. Таким образом язык удлиняется. Для слизывания насекомых и для ощупывания необходимо далеко высовывать язык изо рта; но для ощупывания язык должен быть гибок, для ловли насекомых этого не нужно. Поэтому у ящериц os entoglossum лежит внизу в уздечке языка, а у хамелеона проходит по его оси. Я думаю, что у далеких предков хамелеона более далекое высовывание языка достигалось усиленной работой протракторов подъязычной кости и os entoglossum несколько выдвигалась изо рта.

Для усиленного удлинения языка необходима как большая абсолютная его длина, так и независимость от окружающих орга-

нов. В языке ящериц это достигается образованием глубокой борозды между задним краем языка и трахеей; у хамелеонов, варанов и змей образуется влагалище. С образованием последнего трахея сильно продвигается вперед над языком. Повидимому, для животного выгодно сократить пространство между устьем трахеи и хоанами. У ящериц конец трахеи заходит в вырезку заднего края языка, но язык препятствует ее дальнейшему продвижению. Мы предположили, что у предков хамелеонов функция языка как органа ловли добычи стала биологически более важной, чем ощупывание, и что это вызвало перемещение os entoglossum вверх. Новое положение os entoglossum по оси языка позволило мускульному кольцу вокруг нее участвовать в акте вытягивания языка, сдавливая лежащие между ним и язычной костью упругую соединительную ткань. В связи с прогрессивным развитием будущего m. accelerator начали редуцироваться m. m. annulares hyoglossi; m. m. hyoglossi обратились в longitudinales linguae. При высовывании языка их функционально заменил прогрессивно развившийся соединительнотканный слой вокруг язычной кости (рис. 5, *Tr. c.*). Таким образом язык предков хамелеона на этой стадии филогенеза был снабжен влагалищем,—видоизменился механизм высовывания языка, но задняя часть языка была не длиннее os entoglossum. Возможно, что m. accelerator, тогда еще обладавший кольцевым расположением волокон, распространялся в заднюю часть языка (рис. 5, *m. Ac.*). Вероятно, bursa mucosa также была развита, потому что при акте высовывания языка соединительнотканный слой должен был скользить по os entoglossum.

На основании изучения истории развития мы восстановили гипотетическое строение языка предков хамелеонов по аналогии с некоторыми современными ящерицами со сходным способом ловли добычи (Phrinosoma cornutum) и по привычкам самих хамелеонов. Мы можем думать, что предки последних не были подвижными животными; они никогда не догоняли и не прыгали за насекомыми, как обыкновенная ящерица или геккон. Они, вероятно, питались ползающими насекомыми и гусеницами, слизывая их быстрым движением сравнительно короткого языка. Своеобразная ящерица Phrinosoma cornutum, которая живет в сухих песчаных местах Калифорнии, питается именно таким образом. Она ловит насекомых, высовывая язык изо рта, приблизительно, на один дюйм. К сожалению, я не мог найти полного описания мускулатуры ее языка, но, по описанию принца Людв. Баварского, язык у ней снабжен влагалищем.

Можно думать, что предки хамелеонов были жителями кустарников и леса и постепенно, в погоне за насекомыми и гусеницами, сделались древесными животными, лазающими по тонким веткам. Как приспособления к новой биологической среде у них выработалась своеобразная конечность и другие особенности. Здесь, на деревьях, они нашли новую богатую добычу из летающих насекомых,— для их ловли и выработался длинный язык хамелеона.

Если мы примем за исходную форму этого последнего периода эволюции языка гипотетическую форму, которую мы описали выше, то для получения из нее языка современного хамелеона останутся признаки, наиболее поздно появляющиеся в онтогенезе хамелеонов. Задняя часть языка стала более длинной и образовалась слизистая ямка, а os entoglossum приобрела трехгранную форму.

Правда, по моей гипотезе, следует, чтобы и m. accelerator приобретал радиальное расположение своих волокон на тех же стадиях, но можно думать, что более раннее формирование мускула связано с гистологическим образованием мышечных волокон; тогда указанное затруднение отпадает.

Таким образом мы проследили историю развития языка Chamaeleo bilineatus и на этом основании сделали гипотезу о строении языка их предков. Мы представили себе 3 ступени эволюции: первую— предка хамелеона с чертами строения, общими всем ящерицам, вторую—характерную для ящерицы, специализованной в определенном направлении, и третью ступень, которая вела от этой специализованной формы к настоящему хамелеону. Конечно, все это предположения, но, как мне кажется, они согласованы с данными истории развития и биологии хамелеонов и, мне кажется, могут помочь при установлении места этого своеобразного подотряда Lacertilia в системе.

Die Entwickelungsgeschichte der Zunge des Chamaeleo bilineatus.

S. A. Sewertzoff.

(Aus dem Institut der vergleichenden Anatomie. Moskau.)

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Mein Ziel in der vorliegenden Arbeit war die Entwickelungsgeschichte des Chamaeleo bilineatus zu verfolgen, um über die Entstehung und die Evolution eines so eigentühmlich gearteten, hoch specialisierten Organes ins klare zu kommen, und um auf diese Weise etliche Andeutungen zum Aufbau der Phylogenese zu bekommen.

Während der ersten Stadien läuft die Zungenentwickelung bei den Chamaeleonen, wie bei den Lacertilien, bald darauf aber erfährt die Zungenanlage der Chamaeleonen eine Umbildung. Die Zungenanlage der Chamaeleonen wird zu einer hervorragenden Wulst, welche ein stark progressives Wachstum erfährt. Das steht in einem gewissen Gegensatze zu dem, was wir bei den Lacertilien finden, bei denen die Anlage der Zunge eine flache Form behält. An seinem Vorderende teilt sich die genannte Wulst gabelförmig.

Diese Gabel, der embryonalen Zunge der Chamaeleonen, entspricht der Gabel am Vorderende der Zunge der erwachsenen Eidechsen; dieses zeigt uns, dass die Zunge der Chamaeleonen sich phylogenetisch aus einer gabeligen Form entwickelt hat.

Ungefähr auf denselben Entwickelungsstadien, auf denen wir die Gabelung erblicken, beginnt die Zungenscheide, in Form einer horysontalen Rinne an der Basis der Zunge, sich anzulegen. Diese letzte entsteht am Vorderende der Zunge, zieht sich dann der Seitenfläche der Zunge schief in caudaler und dorsaler Richtung entlang, und verschmiltzt mit der entsprechenden Rinne der anderen Seite auf dem dorsum linguae, etwas nach vorne von der trachea, zusammen.

Aus der Rinne ist nun eine tief einschneidende Falte entstanden, die mit der Schleimhaut ausgekleidet ist. (Abb. 5. V.) Die Falte senkt sich immer tiefer in die primäre Zungenanlage ein, trennt die neu entstehende freie Zunge von ihrem Mutterboden ab, umringt sich in caudaler Richtung immer vertiefend die m. m. hyoglossi und das os entoglossum, und erreicht das basihyale.

Auf diese Weise wird der hintere Teil der Zunge in eine Scheide eingeschlossen, und, von den ihn umgebenden Geweben, abgesondert.

Nach der Bildung der Zungenscheide wird das Wachsen der trachea nach vorne von der Zungenanlage nicht mehr verhindert, und die Mündung der trachea wächst nach vorne hin, über das dorsum linguae. Diese Verschiebung der trachea wird auf den aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien, im Verhältnis zum basihyale sichtbar.

Als Resultat des starken Wachstums der trachea, erstreckt sich das Vorderende bei den Chamaeleonen viel weiter nach vorne, als es bei den Eidechsen der Fall ist.

Das endgültige Auswachsen und die Faltung des hinteren, in der Scheide liegenden Teiles der Zunge, erfolgt auf den päteren Entwickelungsstadien, gleichzeitig mit der Entwickelung der Schleimhautnische, welche sich am Vorderende der Zunge ausbildet und als Mündungsort zahlreicher Schleimdrüsen dient.

Da die beiden eben erwähnten Prozesse ontogenetisch spät auftreten, so können wir annehmen, dass es auch in der Phylogenese der Fall war. Die erste Anlage des os entoglossum ist als eine stäbchenförmige Verdichtung mesenchymatoser Zellen mit dem schon verknörpelten basihyale auf innigste verbunden. (Es wäre besser, das os entoglossum als einen processus entoglossum zu bezeichnen).

Die Verknörpelung des os entoglossum erfolgt von dem basihyale nach vorne aus; die von Brücke beschriebene dreikantige Form entsteht nur sehr spät, da auf ziehmlich späten Entwickelungsstadien die Gestalt eines rundlichen Knörpelstäbchens, (wie es bei allen Eidechsen der Fall ist) beibehalten wird. Was die ersten Anlagen der Zungenmuskulatur anbetrifft, so sind die Chamaeleonen in dieser Hinsicht, von anderen Lacertilien im Wesentlichen nicht unterscheidbar.

M. m. genioglossi, die ursprünglich mit der übrigen Muskulatur der Zunge auf's innigste verbunden waren, nehmen im Laufe der Entwickelung, an der Gestaltung der Scheide teil, und werden, infolgedessen von der eigentlichen Muskulatur der Zunge getrennt; sie Sind von mir als m. m. geniovaginales bezeichnet.

Aus dem so eben Erwähnten folgt, dass der vordere Teil der Zunge der Chamaeleonen (ausser der Zungen-Scheide), der ganzen Eidechsenzunge entspricht; der hintere Teil letzterer ist bei den Chamaeleonen eine Neubildung.

Ein jeder der beiden, m.m. hyoglossi und das os entoglossum, werden von Ringmuskeln umfasst. (Abb. 2 U 5, *m. An.*) Die Muskulatur, welche die m. m. hyoglossi umringt, bezeichne ich als m. m. annulares hyoglossi. Letztere erleiden bald eine Rückbildung.

Der, das os entoglossum umfassende Ringmuskel (Abb. 2 bis 4, *m. Acc*), bildet sich in den m. accelerator linguae der Chamaeleonen um. An seinem Vorderende behält er die ringförmige Anordnung der Fasern, weiter nach hinten bekommen dieselben eine radiale Richtung. Um den hinteren Teile der Zunge werden die beiden m. m. hyoglossi von einem gemeinsamen Muskelringe umfasst (Kathariner). (Abb. 5, *m. Acc.*) Der erwähnte Muskelring, der unmittelbar unterdem Epithel liegt, kann seiner Lage nach mit dem m. submucosus homologisiert werden; bei den Eidechsen entsprechen ihm die äussersten periphären Schichten der Rinnenmuskulatur der Zunge. Der m. submucosus (Abb. 3 und 5, *m. Sm.*) legt sich gemeinsam mit dem m. pulvinar an (Abb. 1—5 *m. P.*), und ihre Differenzierung erfolgt nur später; auf dem dorsum linguae (unmittelbar über den m. m. longitudinales linguae und m. accelerator), entsprechen diese Muskeln dem m. transversus linguae der Eidechse. Die Retraktoren des Zungenbeines, nähmlich die m.m.: Sternoceratohyoideus, sternohyoideus, und omohyoideus entstammen der gemeinsamen Anlage der hypobranchialen Muskulatur. Die m. m. longitudinales superficiale und profundi sind als Derivate der m. m. hyoglossi zu bezeichnen, was aus ihrer Entwickelungsgeschichte klar ist.

Wenn wir die Vorgänge, die sich in der Entwickelung der Zunge der Chamaeleonen abspielen, verfolgen, so kommen wir zu dem Schlusse, dass die Vorfahren der Chamaeleonen und die Vorfahren der Eidechsen eine gleichgebaute Zunge besassen. Diese Zunge war an ihrem Vorderende gabelförmig geteilt und diente als Hülfsorgan beim Verschlucken der Nahrung und beim Ablecken der Tautropfen und der kleinen Insekten; teilweise auch diente sie zum Betasten.

Die Verlängerung einer solchen Zunge, wurde durch das Zusammenpressen der m. m. annulares hyoglossi, wie es bei den Eidechsen der Fall ist, verursacht; die Biegung der Zungenspitze bei der Betastung erfolgte durch ungleichmässige contraction der m. m. hyoglossi. Wir können nun annehmen, dass bei gewissen Primitiven, wenig beweglichen Eidechsen, welche die eben erwähnte Form der Zunge

besassen, die Function lezterer, als eines Betastungsorgans sich vermindert hat, und dass die Fähigkeit der Eidechse mit der Zunge die Beute zu ergreifen, auf den Vordergrund getreten war. Daher musste die Zunge notwendigerweise eine grössere Länge erreichen, und nun erfobgte es, dass beim Ausstrecken der Zunge das os entoglossum aus dem Munde herausgezogen wurde. Ich denke, dass diese Vorgänge die weitere Evolution der Zunge der Eidechsen, die ich als Vorfahren der Chamaeleonen betrachte, bestimmt haben. Es erfolgte ein progressives Wachstum des m. accelerator, der das os entoglossum umringte, und im Gegenteil reducierten sich die m. m. annulares hyoglossi. Das Ausstrecken der Zunge wird jetzt durch den Druck des sich mächtig entwickelten Muskelringes auf die sich zwichen ihm und dem os entoglossum befindliche elastische Bindgewebeschicht, erreicht. Diese Bindgewebeschicht entwickelt sich beim Chamaeleo zu einem elastischen Strange.

Biologisch verlief die phylogenetische Entwickelung der Chamaeleonen wahrscheinlich auf folgender Weise: die Vorfahren der Chamaeleonen waren wenig bewegliche Eidechsen, welche sich nur von kriechenden Insekten und Raupen zu ernähren im Stande waren, indem sie dieselben von Blättern und Gräsern ableckten, wie es zum Beispiel Phrinosoma cornutum in den Wüsten Kaliforniens zu tun pflegt. Sie liefen ihrer Beute nicht nach, wie es zum Beispiel bei der Lacerta agilis, welche der Beute schnell nachläuft und sie als dann mit einem Sprunge ergreift, der Fall ist. Die Vorfahren der Chamaeleonen wohnten wahrscheinlich auf dem Boden des Uhrwaldes. Indem sie ihre Beute suchten waren sie gezwungen Ihre Lebensweise zu ändern um sich auf Baumäste und Zweige, wo sie eine neue reichere Nahrung—nähmich fliegende Insekten—fanden, zu begeben. Infolge der Änderung der biologischen Umgebung, bildete sich die ursprünglich zum Ablecken kriechender Insekten angepasste Zunge der Vorfahren der Chamaeleonen in die, zum Ergreifen fliegender Beute blitzschnell weitausstreckbare Zunge der recenten Chamaeleonen um.

Ich habe hypothetisch eine Zwischenform in der Evolution des Chamaeleo angenommen, da ohne einer solchen der Uebergang von den Eidechsen zu den Chamaeleonen nicht zu verstehen ist und so haben wir in der Phylogenese drei Stadien anzunehmen: das erste—die eigentlichen Eidechsen, das zweite—in dem dieselben eine gewisse Spezialisierung erfahren haben, und endlich das dritte—die recenten Chamaeleonen.

Указатель литературы [1]).

1) Kathariner, Ludwig. Anatomie und Mechanismus der Zunge der Wermilinguier. Jenaiche Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29..

2) Brucke, E. Ueber die Zunge der Chamaeleonen. Sitzungber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1852.

3) Duvernoy, G. L. De la langue considérée comme organe de préhension des aliments. Mém. Soc. d'hist. Nat. Strassburg. T. 1. 1830.

4) Ludwig Ferdinand, kgl Prinz von Baiern. Zur Anatomie der Zunge. München 1884.

5) Gegenbaur. Beiträge zur Morphologie der Zunge. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1886.

6) Gegenbaur. Zur Philogenese der Zunge. Ibidem Bd. 21. 1894.

7) Corning, K. K. Ueber d e Entwickelung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. 28. 1899.

8) Corning. Ueber die Entwickelung der Reptilien. Verh. d. anat. Ges. 1895.

9) Gadow. Cambridg Nat. Hist. Amphibia and reptiles. 1901.

10) Hilzheimer. Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. 1913.

11) Werner F. Prodromus einer Monographie der Chamaeleonen. Zoolog. Jahrbücher. Bd. 15. 1902.

---

[1]) К сожалению, мне удалось использовать только старую литературу о языке рептилий. Полный список ее есть у A. Oppel'я в Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, 3 Band 1900. Литература по истории развития, Oskar Hertwig. I Handbuch der Entwickelungslehre. 2 Band. 1906.

Опыты над наследованием изменений, полученных под влиянием температуры на зародышевую плазму.

П. А. Косминский.

(Из Зоологической лаборатории 1-го Московского Государственного Университета.)

Предварительное сообщение.

(С 7-ю рисунками в тексте.)

В своих прежних работах (1,2) я указывал, что у потомства измененных под влиянием холода на куколку самок Stilpnotia salicis L., оплодотворенных нормальными самцами, ни в первом, ни во втором поколении не получилось никаких отклонений от типа, свойственного родоначальникам, и внешне эти потомки являлись совершенно нормальными. Однако более детальное исследование показало, что как в первом, так и во втором поколении появились значительные уклонения от нормы в жилковании крыльев. Описанию этих изменений и выяснению их происхождения и посвящается настоящая статья.

Опыт был начат в 1911 году: 3 самки Stilpnotia salicis L., измененные под влиянием холода на куколку, спаривались с нормальными самцами. Из отложенных яичек в 1912 году было получено около 100 бабочек; из многочисленных кладок яиц, отложенных этими бабочками, отобрано 10; из них получено в 1913 году более 300 бабочек. В настоящее время у меня для исследования сохранилось 78 экземпляров первого поколения и 270 второго.

Перехожу к детальному описанию каждого поколения.

Родоначальники.

Все гусеницы Stilpnotia salicis L., подвергавшиеся опытам в 1911 году, собраны в Москве в садике Старого Университета» на разных стадиях развития, преимущественно после 3 и 4 линьки.

Куколки в возрасте от 11 до 26 часов подвергались действию пониженной температуры (в среднем $+3^0$ С) и большой влажности в течение 28 дней (к этой серии относятся I и II самки-родоначальницы). Куколки в возрасте 4—28 часов подвергались действию тех же условий в течение 30 дней (к этой серии относится III самка-родоначальница). Вылупление произошло у I и II самки через 9 дней по окончании опыта, у III самки—через 10 дней.

Все три самки представляют типичные уклонения от нормы под влиянием холода, подробно описанные в моих прежних работах. Ножки сильно укорочены, основные членики их утолщены; у самки II форма головы изменена: глаза более выпуклы, сильнее направлены вперед, чем у нормальных, и передние края глаз параллельны друг другу. Усики нормальны, изменения тергитов брюшка нет. Крылья развиты нормально, жилкование типичное для этого вида. Из изменений внутренних органов следует отметить недоразвитие продольных мускулов груди. Самцы, оплодотворившие этих трех самок, залетели в комнату, в которой находилось большое количество самок, подвергавшихся опытам. Спаривание произошло у I и III самок в самый день вылупления, у II—на другой день после вылупления. Исследование самцов показало, что все они были совершенно нормальны, в частности жилкование не носило никаких отклонений от типа, и разница между ними замечалась лишь в относительной длине различных частей радиальной системы, непостоянных у этого вида, как и вообще у большинства чешуекрылых.

Первое поколение (F_1).

Через день после спаривания были отложены яички правильными кучками. Вылупившиеся гусеницы до зимовки воспитывались в банках в комнате при нормальной температуре; зимовка происходила на открытом воздухе в защищенном от ветра месте. После зимовки в 1912 году гусеницы воспитывались на Косинской биологической станции на дереве в кисейных мешках и незадолго до закукливания были посажены в садки. Кормились все время листьями тополя. У значительного количества гусениц наблюдались бактериальные болезни (фляшерия), губившие в это лето значительное количество гусениц этого вида в природе, вследствие чего этот вид в 1913 году стал сравнительно редок там, где в 1911 году его была масса. Вследствие развившихся болезней я получил только около

100 бабочек. Из них в настоящее время сохранились 32 (18♂ и 14♀) потомка I самки; 28 (19 ♂ и 9 ♀) потомков II самки и 18 (12 ♂ и 6♀) потомков III самки—всего 78 экземпляров.

Преобладание самцов искусственное, так как значительное количество самок было употреблено для исследования внутренних органов, и остатков их к настоящему времени не сохранилось. Из этих бабочек все потомки II и III самки оказались совершенно нормальными; у 9 из потомства I самки оказались изменения в жилковании на задних крыльях, а именно: у 5 ветвится R (ветвь доходит до края крыла или более или менее зачаточна), у 4 (2♂ и 2♀) на правом крыле, у 1 ♀ на левом; у 3 экземпляров ветвится M, у 2 (обе♀) на правом и у 1 ♂ на левом крыле; у одного экземпляра (♂) на обоих крыльях ветвятся M_1 и имеются зачатки ветвления R. (См. рис. 3 и 4.)

Таким образом появились изменения в жилковании, исключительно на задних крыльях и в одном направлении (увеличение количества жилок), у сравнительно значительного количества: 11,54% всего F_1 и 28,1% потомства I самки.

Второе поколение (F_2).

Из отложенных самками первого поколения яичек 10 кладок [1]) были положены в кисейные мешки, надетые на ветки тополя; для зимовки гусениц были положены кусочки коры; осенью мешки вместе с ветками были срезаны и положены в защищенное от ветра место (на открытом воздухе). Весной 1913 года гусеницы снова посажены на дерево и заключены в кисейные мешки, в которых находились приблизительно до 4 линьки, после чего были пересажены в садки; несколько более ранняя пересадка в садки была вызвана сильно развившейся вследствие постоянных дождей фляшерией, и невозможностью постоянно отбирать и уничтожать заболевших гусениц при воспитании в мешках. Как и в 1912 году воспитание производилось на Косинской биологической станции. Из гусениц этого поколения получилось около 300 бабочек; из них для исследования сохранилось 270 (часть случайно вылетела, у части крылья

[1]) Нельзя определенно утверждать, что эти 10 кладок отложены только 10 самками: часть кладок состояла из нескольких кучек, правда, отложенных в в одном месте; так как самки перед откладкой яичек не были изолированы, то возможно, что в откладывании яичек здесь принимало участие большее количество.

настолько потрепаны, что совершенно не годятся для исследования) — 129 ♂ и 141 ♀. Преобладание самок объясняется тем, что вылетевшие и потрепанные экземпляры были самцы. К сожалению, все второе поколение законсервировано в одном сосуде без разделения на потомство I, II и III самки.

Среди второго поколения констатировано значительно большее количество экземпляров с измененным жилкованием, чем в первом поколении, а именно 91 экземпляр, т.-е. 33, 7% всех исследованных. Из них 24 экземпляра (9 ♂ и 15 ♀) с ветвлением жилок на задних крыльях—8,88% всех исследованных; у 12 (6 ♂ и 6 ♀) ветвится R, у 11 (9 ♂ и 2 ♀) — M_1, у одного ♂ ветвится R и M_1 на обоих крыльях. На обоих крыльях ветвление R отмечено у 9 (5 ♂ и 4 ♀), на правом— у 2 (1 ♂ и 1 ♀) на левом — у 1 ♀. Ветвление M на обоих крыльях отмечено у 3 (1 ♂ и 2 ♀), на левом — у 6 (1 ♂ и 5 ♀) на правом — у 2 ♀.

Затем отмечено недоразвитие или полное неразвитие жилок радиальной второй и пятой (см. рис. 5) и дискоцеллюлярной на передних крыльях у 62 (30 ♂ и 32 ♀) экземпляров — 22,96% всего количества. Из них у 10 экземпляров (2 ♂ и 8 ♀) — изменения в жилке R_5, у 40 (22 ♂ и 18 ♀) — изменения в жилке R_2, у 8 (2 ♂ и 6 ♀) — изменены и R_2 и R_5, у 4 (все ♂) неразвита часть дискоцеллюлярной жилки. Изменения наблюдаются на обоих крыльях: в жилке R_5 — у 2 экземпляров (1 ♂ и 1 ♀), в жилке R_2 — у 19 (11 ♂ и 8 ♀), в жилках R_2 и R_5 на одном и том же экземпляре — у 6 ♀; на одном крыле: R_5 — 8 (1 ♂ и 7 ♀), R_2 — 21 (11 ♂ и 10 ♀), R_2 и R_5 — 2 ♂ и дискоцеллюлярная — 4 ♂.

Изменение жилок R_2 и R_5 состоит в следующем: 1) не развивается дистальная часть в большей или меньшей степени, иногда остается лишь маленький отросток, иногда жилок вовсе нет; 2) не развивается базальная часть на большем или меньшем протяжении: это изменение в жилке R_2 иногда усложняется тем, что оставшаяся часть R_2 присоединяется базальной частью к жилке R_3, таким образом получается кажущееся ветвление жилки R_3; 3) жилка прерывается по середине (см. рисунки 5, 6 и 7). В дискоцеллюлярной жилке отмечается неразвитие средней части.

Кроме вышеуказанных изменений отмечены еще у единичных экземпляров следующие сравнительно незначительные изменения: у 1 ♂ нет небольшого отрезка дистальной части Cu_1 на левом переднем крыле, у 1 ♂—на правом переднем крыле 2 маленьких отростка внутрь клетки от дискоцеллюлярной жилки, у 1 ♀—на

19*

правом переднем крыле поперечная жилка между Sc и R_1, у 1 ♂ на правом переднем крыле от Sc отходят 2 маленьких отростка к переднему краю крыла и у 1 ♀ на левом переднем крыле анастомоз между R_2 и R_{3+4}. Всего 5 экземпляров—1,85% всех исследованных.

Теперь нужно выяснить, какими причинами вызвано появление вышеописанных отклонений. Известно, что у некоторых бабочек жилкование крайне непостоянно (4, 5, 6, 7): у пойманных в нормальных условиях Abraxas grossulariata L. я находил 34% с ненормальным жилкованием (5), у Hyponomenta malinellus Z., также пойманных при нормальных условиях, был найден почти тот же (33%) процент экземпляров с ненормальным жилкованием. Следует отметить, что в вышеуказанных случаях изменения в жилковании были крайне разнообразны, и каждое изменение наблюдалось у небольшого количества особей, часто в единичных случаях. У других бабочек, наоборот, жилкование крайне постоянно,—варьирует только относительная длина различных жилок, случаи же исчезания жилок и появления новых крайне редки и выражены сравнительно слабо; так у Bombyx mori L. из исследованных 300 экземпляров лишь у 4 были неразвиты концы M_1 на одном из передних крыльев. Наконец, Ион (8) и Кузнецов (9) считают всякое воспитание в садках причиной появления экземпляров с ненормальным жилкованием. Ион склонен считать изменение жилкования результатом вырождения вследствие плохих условий жизни. Кузнецов считает, что появление таких изменений есть ответ организма на общее нарушение нормальных условий.

Посмотрим, как обстоит дело с жилкованием у Stilpnotia salicis L. Уже для выяснения результатов действия холода на гусеницу (1) мной было исследовано несколько сот бабочек этого вида, пойманных на воле и выведенных в садках, при чем особое внимание было обращено на то, не встречается ли и в нормальных условиях исчезание некоторых жилок. Ни одного экземпляра с недоразвитыми жилками не оказалось. В настоящее время в моем распоряжении находится материал, состоящий из 121 экземпляра, выведенного в садках при комнатной температуре, и 92 — подвергавшихся воздействию различных измененных внешних условий на стадии куколки. Значит, весь проверочный материал воспитывался в условиях, значительно более уклоняющихся от нормальных, чем F_1 и F_2. При исследовании оказалось, что только 4 экземпляра (1,88%) представляют укло-

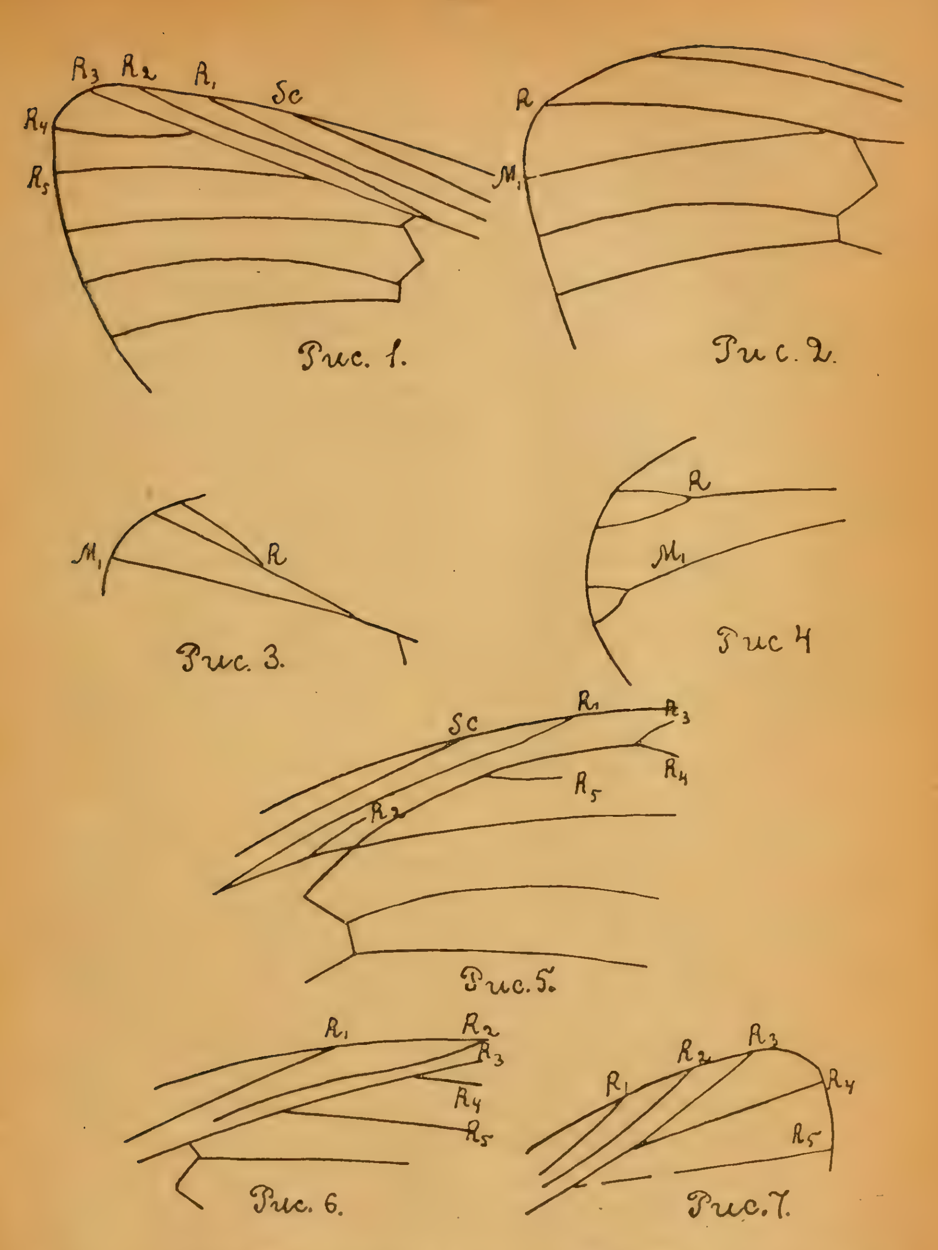


Рис. 1. — Передний угол нормального переднего крыла. Рис. 2. — Передний угол нормального заднего крыла. Рис. 3. — Ветвление жилки R на заднем крыле. Рис. 4. — Ветвление жилок R и M на заднем крыле. Рис. 5. — Недоразвитие дистальных частей R_5 и R_2 на переднем крыле. Рис. 6. — Недоразвитие базальной части R_2 на переднем крыле. Рис. 7. — Недоразвитие частей R_5 на переднем крыле.

нения от нормы: у 1♂, воспитанного в комнате, не развит конец Cu_1 на заднем крыле, у 1♀, подвергавшейся действию сильного жара на стадии куколки, ветвится M_1 на задних крыльях, у 1♀, подвергавшейся действию тех же условий, ветвится R_1 на задних крыльях и у 1♂, подвергавшегося действию продолжительного холода на стадии куколки, R_4 отходит от основания R_5 на правом переднем крыле. Эти данные ясно указывают, что 1) S. salicis L. не дает в обычных условиях большого количества отклонений от нормы в жилковании, 2) что ни воспитание в комнате, ни даже действие сильно измененных внешних условий на куколку не вызывают появления такого количества экземпляров с ненормальным жилкованием, какое встретилось в исследованном нами материале. Как показали мои (1) и Яхонтова (10) опыты, только при действии холода на гусеницу можно получить ненормальное жилкование (исчезание жилок), при чем, однако, у S. salicis L. жилки R_2, R_5 и дискоцеллюлярная не обнаруживают наклонности к исчезанию. Следует отметить, что последнее изменение совершенно не встречается ни у нормальных экземпляров, ни у воспитанных в искусственных условиях, в то время как ветвление R и M_1 отмечено, хотя и в единичных случаях. Ненормальное ветвление жилок нередко замечается и у других видов бабочек из разных семейств.

Чем же можно объяснить появление такого количества изменений в F_1 и F_2?

Я думаю только тем, что под влиянием температуры на развивающиеся яйца произошли в зародышевой плазме изменения, вызвавшие появление ненормального жилкования, при чем ветвления жилок R и M_1 на задних крыльях являются признаками доминирующими, почему они и сказались уже в F_1, а различные степени исчезания жилок R_2, R_5 и дискоцеллюлярной на передних крыльях являются признаками рецессивными, почему они и обнаружились лишь в F_2. Нас не должно смущать то обстоятельство, что ветвление R и M_1 в F_1 найдено только у потомства одной самки (I); хотя воздействия на I и II самку были одинаковы, но нам неизвестен точный возраст куколок при начале опыта с охлаждением (в серии возраст колебался от 11—26 часов), а известно какое огромное влияние имеет возраст подвергающейся опыту куколки на получение изменений.

Можно бы еще сделать одно, правда мало обоснованное, предположение, что самка I и самец, ее оплодотворивший, носили в себе свойство давать 28,1% потомства с ненормальным разветвлением в жилковании. Но вообще такое ветвление встречается крайне редко

у этого вида, а затем ни самка I, ни самец не носили никаких следов ненормального ветвления жилок.

Посмотрим теперь, как наши предположения оправдываются во втором поколении. К сожалению, здесь точного ответа мы получить не можем, так как не отмечено от каких точно родителей взяты кладки яиц, и бабочки, полученные из всех 10 кладок, смешаны. Если предположить, что в эти кладки яйца попали строго пропорционально количеству бабочек, то мы должны были бы ожидать в F_2, в случае еслибы $\%$ умирающих был равномерен в каждой кладке и если признак «ветвление» есть действительно доминирующий, от $8{,}66\%$ (если спаривание произошло только между измененными—$^3/_4$ всего потомства) до $11{,}54\%$ бабочек с ненормально ветвящимися жилками (если спаривание происходило всякий раз между измененными и неизмененными—тогда $^1/_2$ всего потомства, но всего потомства будет, естественно, вдвое больше, чем в предыдущем случае). В действительности же получилось $8{,}88\%$, цифра, стоящая между крайними предполагаемыми.

Если бы все потомки самки I обладали наклонностью давать $28{,}1\%$ потомства с нормально ветвящимися жилками, то мы должны были бы из 270 F_2 ожидать 31 экземпляр с этими изменениями; в действительности получено только 24.

Рассмотрим теперь явление исчезания жилок. Если исчезание полностью или частью жилок R_2, R_5 и дискоцеллюлярной есть признак рецессивный, то в F_2 мы должны были бы ожидать таких изменений maximum у 25% всех исследованных—эта цифра в том случае, если бы в с е яйца изменялись под влиянием внешних условий. В действительности мы видим цифру $22{,}96\%$, очень близкую к максимальной. Даже если считать, что все отмеченные в первый раз в F_2 изменения есть результат воздействия на зародышевую плазму в яичниках родоначальников, то и тогда мы получили бы $22{,}96\% + 1{,}85\% = 24{,}81\%$, т.-е. цифру не превышающую теоретической максимальной. Осторожнее, однако, считать пока эти е д и н и ч н ы е отклонения за обычные, какие могли бы встретиться и в нормальных условиях, тем более, что почти у всех исследованных мною видов различных семейств, даже с особенно устойчивым жилкованием, в таком ничтожном проценте уклонения встречаются.

Дальнейшее воспитание F_3 и т. д. было прекращено по независящим от меня обстоятельствам. Надо отметить, что F_2 было развито хорошо, не носило никаких следов вырождения, половые продукты были развиты вполне нормально (произведены многочисленные

вскрытия), бабочки спаривались и отложили яички, из которых вылупились гусеницы.

Являясь предварительным сообщением, статья моя не претендует на полное исчерпывание вопроса. Многое еще остается недоделанным и недосказанным. Необходимо поставить опыты со спариванием между подвергавшимися внешним воздействиям, проследить наследование в большем числе поколений, исследовать не происходят ли какие-нибудь заметные изменения в яйцах и сперматозоидах под влиянием опыта. Во всяком случае даже в этом недоконченном виде моя работа подтверждает высказанное мной в 1915 году (2) предположение, что у бабочек, как и у жуков (Tower 11), изменения, полученные при воздействии на различные стадии постэмбрионального развития, не наследуются,—наследуются лишь те изменения, которые получены под влиянием измененных внешних условий на зародышевую плазму; в моих опытах это сказывается особенно ярко потому, что одновременно с изменением зародышевой плазмы происходят и соматические изменения, которые совершенно не наследуются.

Некоторая разница между моими опытами и опытами Tower'a в том, что Tower действовал измененными внешними условиями на созревающие половые клетки, а у куколок S. salicis L. в моих опытах половые продукты в момент опыта были далеки до созревания.

Однако возможно, что эта разница не так уже велика: 1) критический момент, когда половые клетки оказываются чувствительными к внешним воздействиям, ни в том, ни в другом случае пока точно не установлен, 2) не исключается в моих опытах воздействие ненормальных условий на половые клетки и по окончании опытов: результатом длительного влияния холода является сильное нарушение нормального хода обмена веществ, вызывающее изменение как внутренних, так и наружных органов и, вероятно, оказывающее известное влияние и на половые клетки.

Experimentelle Untersuchuhgen über die Vererbung der unter Temperatureinfluss auf das Keimplasma erhaltenen Veränderungen.

P. Kosminsky.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Moskauer Universität.)

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 7. Abbildungen im Text.)

Die Versuche wurden im Laufe der Jahre 1911—1913 angestellt. Die Puppen der Stilpnotia salicis L. wurden einer Abkühlung (+3° C) im Laufe von 28—30 Tagen unterworfen. Drei auf solche Weise gewonnene Weibchen mit stark verkürzten Beinen, Veränderung der Brustskleriten und des Kopfes, so wie mit verkümmerter Längsbrustmuskulatur, jedoch mit vollkommen normalen Flügeln, wurden von normalen Männchen befruchtet. Bei den Nachkommen des einen Paares der ersten Generation (F_1) auf solche Weise kopulierter Schmetterlinge finden wir 28,1 %(11,54% des ganzen F_1) Schmetterlinge mit Verzweigung der Adern R und M_1 auf den Hinterflügeln. Die zweite Generation (F_2) gab 8.88% mit verzweigten R und M_1 Adern auf den Hinterflügeln, 22,96% mit in verschiedenem Grade ausgedrückter Verkümmerung von R_2, R_5 und der Diskozellularadern; 1,85% stellten geringe Abweichungen vom Typus in verschiedener Richtung vor. Weder in F_1 noch in F_2 liessen sich Exemplare mit denjenigen Abweichungen feststellen, wie sie bei den Stammweibchen zu beobachten waren. Solch eine Anzahl von Veränderungen kann nicht durch normale Unbeständigkeit der Aderung, oder das Resultat der Erziehung (zum Teil) in den Raupenkasten erklärt werden, da wir bei der Untersuchung von 213 in den Raupenkasten aufgezogener Exemplare, nur 1,88% mit anormaler Aderung treffen. Somit lässt sich diese Erscheinung nur durch den Einfluss von Kälte auf das Keimplasma während des Experimentes mit den Stammeltern erklären, bei der Annahme, dass die Verzweigung der Adern ein dominierendes, das Verschwinden der Adern hingehen ein recessives Kennzeichen ist. Dann müssten wir in F_2 — 8,66 bis 11,54% mit Aderungsver zweigung erwarten, und nicht mehr als 25% mit Adernverkümmerung. Die somit erhaltenen Zahlen liegen den theoretischen nahe. Die Ergebnisse dieses Experimentes bringen dasselbe dem Experimente Towers nahe, wo

gleichfalls die vererbbare Veränderungen durch Einfluss auf das Keimplasma erhalten wurden, während die durch die Einwirkung äusserer Einflüsse auf verschiedene Stadien der Postembryonalentwicklung erworbene Eigenschaften sich nicht vererbten.

Literaturverzeichniss.

1. Kosminsky, P. Die Veränderlichkeit der morphologischen Eigenschaften bei Schmetterlingen unter Temperatureinfluss. Tagebuch des Zoolog. Abt. der Ges. v. Liebh. d. Naturw. Antr. und Etnogr. B. 1 № 3. Moskau 1913 (russisch).

2. Kosminsky, P. Zur Frage über die Vererbung erworbener Eigenschaften bei Schmetterlingen. Tagebuch des Zoolog. Abt. der Ges. v. Liebh. d. Naturw., Antr. und Etnogr. B. II № 4. Moskau 1915 (russisch).

3. Kosminsky, P. Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äusserer Einflüsse auf Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Abt. v. Physiol. Jena 1911.

4. Kosminsky, P. Zur Frage über die Unbeständigkeit der morphologischen Eigen-schaften bei Abraxas grossulariata L. Revue russe d'Entomol. XII 1912. №2. S-Petersburg (russisch).

5. Kosminsky, P. Die Bedeutung für die Systematik der Lepidoptera einiger Eigenschaften des radialen Aderungssystems. Berichte der Mosk. Entomol. Ges. Bd. I. Moskau 1915 (russisch).

6. Spuler, A. Die Schmetterlinge Europas. Stuttgart 1908.

7. Meyrick, E. A. Handbook of Britisch Lepidoptera. London 1895.

8. John, O. Erwid rung an Herrn P. A. Kosminsky. Revue russe d'Entomol. XIII. Petersburg 1913 (russisch).

9. Kuznetzow, N. Z. Kritisch-Bibliogr. Abteil. Seite 378. Revue russe d'Entomol. Bd. XVI, № 3—4. 1916. Petersburg (russisch).

10. Jachontow, A. Experimente mit den Raupen und Puppen von Wanessa urticae L. (Lepidoptera. Nymphaliadae). Revue russe d'Entomol. Petersburg 1906 (russisch).

11. Tower, W. L. An Inwertigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Washington 1906.

Постэмбриональное развитие, партеногенез и „педогамия“ у кокцид (Coccidae).

Е. Г. Габричевский.

(Из лаборатории Института Сравнительной анатомии 1-го Московского Государственного Университета.)

(С таблицами I—IV.)

Значительное количество работ, посвященных эмбриологии, анатомии, систематике и биологии кокцид (Coccidae) и принадлежащих именам столь известных естествоиспытателей, как Реомюр, де-Гир, Лейдиг, Лейкарт, Люббок, Бальбиани, Мечников, Таргиони, Синьорэ, Берлезе и другие, показывают, что изучение именно этой группы своеобразных Rynchota имеет большой научный интерес.

Сравнительно-эмбриологическая работа Мечникова над различными представителями Hemiptera-Heteroptera хотя и указывает с несомненностью на родство кокцид с остальными представителями этого отряда, но недостаточна для выяснения более точного филогенетического отношения между филоксеровыми (Philoxeridae), тлями (Aphididae), листо-блошками (Psyllidae), хермесами (Chermesidae), кокцидами (Coccidae) и алейродидами (Aleurodidae).

Такой эмбриологический подход к изучению этой группы насекомых тем более понятен и применим для выяснения родства кокцид с перечисленными отрядами, что взрослые формы самок-червецов настолько изменены под влиянием целого ряда редукций органов и до того специализованы к сидячему образу жизни на растениях, а самцы их настолько своеобразно приспособлены к брачной жизни со своими измененными самками, что никакая систематика и сравнительная анатомия не распутает первичный и вторичный характер большинства новоприобретенных морфологических признаков и причудливых приспособлений, выработавшихся под влиянием определенных жизненных условий.

Сравнительно сходные условия жизни самок всех кокцид между собой, а также сравнительно сходные условия жизни самцов этих

насекомых дали громадное количество конвергирующих форм, и эта конвергенция нивеллировала до некоторой степени первичные морфологические различия между отдельными видами из главнейших подсемейств. Можно поэтому, не ошибаясь, охарактеризовать всех самок и всех самцов следующим образом: самки и личинки самцов всех видов бескрылы, с отсутствующими или рудиментарными антеннами, ногами, глазами (иногда временно и ротовыми частями), с ясно выраженной тенденцией к мешковидным, сплющенным, лишенным сегментации формам; сглаживание сегментов, как правило, охватывает последние абдоминальные кольца, превращающиеся в особую пластинку, так наз. pygidium, служащую щеткой для пряжи восковых выделений, постоянно выступающих из восковых желез через церепороиды (pygidium). Однако параллельно с этим, кроме упрощения и редукций, замечается и специализованное усложнение в других группах органов: ротовые части, превратившиеся в пару простых длинных хитиновых щетинок, являются частью весьма сложного охитиневшего сосательного аппарата (rostrum), служащего насосом для выкачивания растительного сока и тоже состоящего из измененных ротовых частей. Подчас и кишечник у некоторых червецов (Lecaninae) усложняется до того, что части средней кишки врастают в заднюю, и насекомое выделяет через anus лишь часть продуктов обмена веществ, в то время как другая часть выделяется кожными железами в виде лака, воска и т. д.

Самцы всех видов червецов резко отличаются от самок: они крылаты (за исключением некоторых видов), снабжены длинными антеннами, цепкими ногами, сильными мышцами груди, длинными твердыми придатками полового аппарата и двумя парами своеобразных глаз, сидящих на верхней и нижней части головы. Как раз ротовые части и кишечник взрослых самцов, которые у их личинок и у половозрелых самок были так хорошо развиты, либо сильно редуцированы, либо совершенно отсутствуют; последнее весьма наглядно выясняется при изучении развития Aspidiotus nerii. Если таким образом половозрелая самка может благополучно питаться, то самец лишен этой возможности, он живет без питания (афагия).

Настоящая работа преследовала несколько целей. Было интересно проследить постэмбриональное развитие самца по сравнению с самкой и выяснить генезис всевозможных редукций органов и их усложнений во время линек и метаморфоза; это задание служило лишь базисом для решения главного вопроса, а именно,—имеем ли

мы во взрослых, половозрелых самках Diaspinae упрощенных некогда крылатых форм, подобно самцу, или же остановившихся в своем постэмбриональном развитии личинок, созревших на ранних стадиях развития. Если бы второе предположение оправдалось, то мы имели бы нечто аналогичное с явлением педогенеза у мпастора (Diptera), но так как, кроме самок, у кокцид встречаются и крылатые самцы, оплодотворяющие, по всей вероятности, этих самок, то естественно возник вопрос, нельзя ли видеть в размножении кокцид «п е д о г а м и ю», или спаривание взрослой имагинальной формы насекомого с его личинкой, созревшей на ранних стадиях развития.

Интерес к этому вопросу увеличивается еще тем, что у взятого для изучения вида Aspidiotus nerii (Diaspinae) некоторые самки размножались исключительно партеногенетически, давая в потомстве одних партеногенетических самок, а другие особи размножались при помощи самцов и давали в потомстве до 80% самцов и лишь незначительное количество самок. Первые культуры получались на пальмах Chamaerops, Latania, на плюще Helix haedera, а вторые—обоеполые культуры на оранжерейном растении Aucuba Japonica. Диаспина Aspidiotus nerii, завезенная из тропиков вместе с тепличными растениями и постоянно встречающаяся в оранжереях и квартирах большинства европейских городов, представляет исключительно удобный материал для решения намеченных проблем.

Постэмбриональное развитие самца.

Трудно на ранних стадиях развития отличить самца от самки, благодаря отсутствию всякого личиночного диморфизма у этого вида. Скоро удалось, однако, найти критерий, по которому на окрашенных препаратах не только хорошо распознается пол только что родившейся личинки, но даже это различие недурно замечается и на эмбрионах, заключенных в эмбриональную оболочку и находящихся еще в теле матери: у эмбрионов и личинок будущих самцов находятся непосредственно у основания щупалец, несколько кпереди от надглоточного ганглия, пара сильно красящихся зачатков или имагинальных дисков будущей головы и антенн взрослого самца (рис. *10*, *5*). У личинок самок нет и следов таких имагинальных зачатков. Этот ранний диморфизм указывает на то, что пол у кокцид (как думали многие авторы еще недавно) не зависит от внешней среды и питания, а детерминирован еще раньше, в яйцеклетке; различие в соотношении полов, наблю-

давшееся мною в потомстве партеногенетических самок и у оплодотворенных кокцид, переносит поэтому проблему пола и его детерминизма на момент оплодотворения.

Слабые, еле заметные под микроскопом, сокращения зрелой самки, а еще в большей степени активные усилия молодой личинки, дают последней возможность разорвать эмбриональную оболочку и выползти из материнского влагалища. Родившаяся таким образом личинка самца уже достаточно крепка, чтобы тотчас же, как ни в чем не бывало, пробежать несколько сантиметров по поверхности стебля или листа и, найдя удобное место, запустить в паренхиму растения свои стилеты; с этого момента личинка самца оказывается прикрепленной на все время своего постэмбрионального развития.

1-я личинка самца (рис. 1).

На рис. 1 (*1—14*) изображена такая, только что укрепившаяся, личинка самца: нежная, прозрачная кутикула облекает удлиненное овальное и совершенно плоское ее тело, сегментация груди по краям тела еле заметна, абдоминальная сегментация выражена яснее, pygidium уже снабжен скульптурными прядильными зубчиками и парою длинных cermi (*14*). Антенны (*12*), ноги (*11*), пара красных пигментных глазков (*3*) на коротких глазных нервах связаны с большим надглоточным нервным центром (головной мозг) (*4*); пара имагинальных дисков (*1*) замечается при дальнейшем осмотре под антенами. Между областью, занятой надглоточным ганглием и широким брюшным ганглием (*9*), помещается могучий сосательный аппарат (7), состоящий из извилистого хитинового скелета с приклепленными к нему целой системой продольных и поперечных мышц; через этот орган и через его переднюю кольцевидную часть, так наз. vagina, продеты 4 щетинки (setae) (*7*), запускаемые насекомым в растение. По бокам от ротовых частей помещаются парные, крупные, многоклеточные, с большими ядрами, слюнные железы (*6*) с слюнными протоками; тут же и тоже по бокам от рта видны ретортовидные зачатки щетинок (setae) (*5*), окончательно формирующиеся и начинающие функционировать только после потери первого личиночного сосательного аппарата, сбрасываемого совместно с первой шкуркой.

Можно при иммерсиях на этой стадии рассмотреть и зачатки половых органов (*12*): последние представлены парными семенниками, с ничтожно маленькими клетками (Keimepitelium) а также отдельными клетками, составляющими части будущих семяпрово-

дов и других частей полового аппарата самца. Вся полость тела занята сравнительно редко разбросанными клетками жирового тела (*10*), клетками восковых желез и кровяными элементами (рис. 10, *14*). По мере питания на спине личинки начинают появляться, в виде белой пудры, восковые выделения, а сама личинка начинает постепенно расти и растягиваться.

2-я личинка самца (рис. 2).

После первой линьки это округление продолжается, ее сегменты сглаживаются, cerci отпадают, и ширина ее становится равной длине (рис. 2, *1—18*). Одновременно с этим глаза, удаляющиеся благодаря такому натяжению от центральной продольной оси насекомого, влекут за собой и удлинение глазного нерва (*4*), лапки оказываются как бы распяленными на растянутой кутикуле и уже едва выдаются за края тела личинки (*6*), ставшей уже совершенно шарообразной. Что касается остальных органов, то они все пропорционально увеличиваются, и на этой стадии удается на тотально окрашенных препаратах увидать даже кишечную трубку (*14*), выходящую из желудка (*11*) и идущую прямо из-под сосательного аппарата (7) к заднепроходному отверстию и состоящую из одного ряда плоских клеток. Что касается мальпигиевых клеток, некоторых мышц и подглоточного ганглия, то о них будет сказано подробнее дальше на соответствующих стадиях развития самок.

Жировое тело представлено на этой стадии крупными клетками с ядрами и интенсивно красящимися гематоксилином ядрышками; плазма клеток занята редко разбросанными включениями, по величине своей равными ядрышку и красящимися плазменными красками значительно интенсивнее остальной части протоплазмы, в которую они включены. Этот характер жирового тела свойственен личиночному состоянию молодых кокцид самцов, но он резко изменяется при дальнейшем развитии и превращении 1-й личинки в 3-ю личинку (или 1-ую куколку).

Верными симптомами, предвещающими вторую линьку 2-й личинки (я не считаю первую эмбриональную линьку), являются второе охитинение спирально закрученных стилет (*8*) и полное исчезновение закладок этих стилет, состоявших из кругообразно расположенных, ярко красящихся гиподермальных клеток. Еще ближе к моменту линьки и незадолго до выхода 3-й личинки самца происходит небольшое сжатие личинки, так что ее растянутая ку-

тикула заметно отстает от образующихся под ней, новых эпидермальных слоев (рис. 2, *10*). Большой процент личинок погибает во время этого екзувиума и дает, как мне думается, в единичных случаях, при удающемся, но запоздалом выходе из растрескавшейся и высохшей прежней шкурки, весьма уродливые и карликовые формы, могущие, однако, достичь половой зрелости и попадающиеся в числе отдельных экземпляров при массовом просмотре партеногенетических и бисексуальных культур у Aspidiotus nerii. В случае удачной линьки, из слегка подсохшей шкурки выползает 2-ая личинка самца, но это новое существо лишено ног и антенн, которые безвозвратно утрачиваются при этой линьке.

3-ья личинка самца (1 нимфа или куколка) или личинко-куколка (рис. 3, *1—18*).

3-я личинка начинает быстро расти и удлиняться; этот рост происходит, по всей вероятности, весьма быстро, так как лишь с большим трудом удается уловить ту стадию, когда эта куколка еще настолько молода, что едва превышает первую личинку по своей длине. Кроме быстрого удлинения тела личинки самца, начинается появление и диференцировка новых органов, которые до сих пор были еле заметны. У вполне развитой второй личинки, достигшей своей максимальной величины, кутикула сильно растянута, грудные и брюшные сегменты настолько сглажены, что следы сегментации не заметны на сброшенных шкурках этой стадии, cerci уже не существуют, зато pygidium увеличился, усложнился, а по количеству и по форме хитиновых щеточек и хитиновых скульптурных выростов неотличим от прядильного аппарата вполне взрослых половозрелых самок (сравнить рис. 3, *20* и рис. 10, *18*). Если ноги и антенны отпадают, то глаза тоже начинают терять, по всей вероятности, свои зрительные функции. Эта способность без того не нужна для этого вида, ибо трудно предположить, что личинки что-нибудь видят сквозь толстый восковой щит, который их покрывает сверху и кругом, плотно касаясь поверхности растения. Редукция глаза выражается в том, что зрительный пигмент, собранный раньше в компактную массу и непосредственно прилегавший к кутикулярной линзе, начинает распадаться на отдельные зернышки, распределяющиеся вдоль всего глазного нерва, вплоть до самого головного ганглия (*2*). Сам глазной нерв уже не натянут, как шнур, а образует извилины и петли с неровной измятой оболочкой (*2*); гибель глазно-

го нерва и дает возможность пигментным зернышкам механически пересыпаться в нем, как в футляре (*2*). Утрата личиночных зрительных функций не влечет, однако, уменьшения соответственных нервных центров, наоборот, надглоточный и брюшной ганглий все увеличиваются в объеме, занимая все бо̀льшую площадь в теле личинки (*3*); на срезах оба нервных центра состоят из центральной ганглиозной массы (красящейся хорошо, напр., эозином, лихтгрюном и другими плазменными красками) и периферических мелких нервных ниток (сильно впитывающих гематоксилин, гемалаум и легко перекрашиваемых).

На-ряду с этим прогрессивным развитием нервной системы намечаются уже первые симптомы редукции всей пищеварительной системы, не говоря уже о том, что совершенно отсутствуют ретортовидные зачатки стилет (верные показатели сохранения пищеварительных функций у следующей личинки), замечается, кроме того, что мышцы сосательного аппарата (*5*) начинают еле окрашиваться красками, тогда как на других стадиях эти же гомологичные мышцы оказываются не менее ярко окрашенными, нежели нервная система и половые элементы. Потеря мышечной тканью способности впитывать окраску свидетельствует о том, что мышечная плазма лизируется и переходит в состав межклеточного вещества или лимфы насекомого. Что касается мышечных ядер, то они делаются также бледными, хроматин в них исчезает или остается в виде ничтожных зернышек. Вполне возможно, однако, что это не есть распад и лизис мышечных ядер, а дегенерация нервных клеток подглоточного ганглия—явление, которое тем более понятно, что с утратой ротовых частей и их мышц всякое существование подглоточного нервного центра теряет свой смысл.

Эти клетки, лежащие непосредственно над и между мышцами, описывались прежними анатомами то как части остатков подглоточного ганглия, то как мышечные ядра,—я лично думаю, что первое предположение вернее.

В то время, как продольные и поперечные мышцы ротовых частей исчезают, бледнея и как бы растворяясь среди тела животного, слюнные клетки слюнных парных желез претерпевают резко заметные гистолитические изменения (*7*). Слюнные клетки функционирующих слюнных желез личинок самцов и самок кокцид видны на тотальных препаратах и на срезах в виде весьма крупных, круглых или серповидных клеток с колоссальным ядром, окруженным прозрачной ядерной оболочкой (рис. 2, *9*) и ясно видным ядрышком. По

мере роста 3-й личинки самца слюнные клетки начинают терять свое нормальное расположение—они слегка удаляются друг от друга, сама форма их сморщивается (*7*), а ядра их оказываются нередко оттеснены к какому-нибудь одному краю погибающей клетки; некоторые слюнные клетки становятся компактнее, интенсивно окрашиваются гемалауном, а другие, наоборот, становятся почти прозрачными, не впитывают окраски и напоминают гистолитическое исчезновение описанных выше мышц. Разница в окраске между ядром и ядрышком тоже сглаживается, и ядро оказывается диффузно окрашенным.

Невдалеке от гибнущих слюнных желез собираются кровяные клетки-фагоциты; они видны ясно лишь при масляных иммерсиях в виде прозрачных, кругловатых, амебовидных клеток с крупноячеистой плазмой и ничтожно маленьким ядром (*18*).

Одновременно с гистолизом слюнных желез происходит и растворение клеток желудка. Если нормальный желудок составлен из одного слоя клеток с большими ядрами (у желудка не имеется мышц), то желудок, охваченный процессом гистолиза, напоминает нам то, что мы видели при гибели слюнных клеток (*10*). Иногда, задолго до начала этих процессов, в ядрах кишечных клеток появляется по одной крупной маслянистой капле, заполняющей постепенно все ядро и выпадающей позднее через разрыв ядерной оболочки в клетку, а из растворяющейся клетки в полость тела насекомого; некоторые маслянистые капли долго остаются видными в компактных ярко окрашенных комках растворяющихся желудочных клеток.

Если не было никакой возможности подметить процесс гистолиза клеток кишечника (благодаря их ничтожной величине), то распад гигантских мальпигиевых клеток, составляющих парные мальпигиевы трубки, впадающие в заднюю часть прямой кишки, можно было не хуже наблюдать, нежели редукцию передней части пищеварительного тракта (*15*). Остатки мальпигиевых клеток видны в виде разбросанных в задней части тела червеца темно окрашенных клеток, вокруг которых скопились фагоциты (*18*) (в числе 3—4 штук около каждой клетки на срезах). Мальпигиевы клетки узнаются еще по своей трапецевидной форме и по присутствию гигантского ядра или, вернее, его оболочки, так как ядро и плазма окрашены при гибели клетки диффузно в один цвет. Гибель желудка, кишечника, слюнных желез, мальпигиевых клеток и мышц ротовых частей, несомненно, привлекает сюда фагоцитов, которые, скопляясь в довольно большом количестве около слюнных желез и мальпигиевых клеток.

участвуют каким-то образом в ускорении лизиса перечисленных органов. На-ряду с этими процессами разрушения тканей идут и процесы созидания: маленькие, еле заметные, плоские имагинальные зачатки головы 1-й личинки значительно увеличились, разрослись и приобрели ясно заметную слоистость (*1*); кроме этих зачатков, обособились постепенно имагинальные зачатки крыльев (*12*) и трех пар будущих дефинитивных лапок (, *13*, *16*). Вправо и влево от желудка появились имагинальные диски поперечных мышц груди самца (*9*), состоящие из кругового слоя крупных клеток с ядрами и еле различаемых, даже при самых сильных увеличениях, мелких клеток посредине. Кроме этих новых и больших мышечных зачатков, остальные мышцы, присутствовавшие и у 1-й и у 2-й личинок, остаются в виде симметрично расположенных дорзо-вентральных пучков. (Эти мышцы почему-то не окрашиваются красками и сохраняются всегда в виде ярко-рыжеватых, светопреломляющих мелких дисков с ядрами (*17*)).

Еще в молодой, только что вылупившейся 3-й личинке начинают происходить весьма важные изменения в жировых клетках жирового тела. Характерный облик ядра и плазматических включений клетки личиночного жирового тела постепенно утрачивается: клетки невероятно увеличиваются в размере, плазматические включения исчезают, а если и остаются в виде исключения, то уже не окрашиваются с прежней интенсивностью; вся плазма становится крупно-ячеистой, в роде пузырей мыльной воды, и только ядро как будто остáется неизменным. Разросшиеся клетки жирового тела, покрывая как бы сетью все пространство в теле личинки, нередко соприкасаются друг к другу краями,—этот характерный habitus жировых клеток остается без изменения у двух следующих нимф и у взрослого крылатого самца.

Существуют разногласия по поводу того, является ли только что описанная стадия постэмбрионального развития червецов личинкой или куколкой, нужно ли ее называть 2-й личинкой или 1-й нимфой. Наше подробное изучение метаморфоза Aspidiotus nerii дает, несомненно, возможность высказаться по этому поводу.

Присутствие, с одной стороны, личиночных глаз, пищеварительной системы с ротовыми частями и типично-личиночного pygidium для пряжи воска говорит в пользу того, что морфологически это 2-ая личинка, но, с другой стороны, отсутствие органов передвижения и антенн, начало разрушения целого ряда органов, присутствие развивающихся имагинальных зачатков и физиологически и морфо-

логически изменившегося жирового тела указывает на то, что это типичная куколка или нимфа. Таким образом, эта стадия в развитии кокциды вначале подобна личинке, а в конце своего развития уподобляется настоящей куколке; морфологические и физиологические признаки, отличающие молодых личинок самок от вполне взрослых самцов, перемешаны здесь в мозаичном порядке. Ее правильно было бы назвать—личинко-куколкой самца.

Когда все имагинальные зачатки хорошо и ясно обособились, когда семенники разрослись и прикрыли своими шаровидными семенными клетками весь брюшной ганглий, когда, наконец, с брюшной стороны непосредственно по бокам головных имагинальных зачатков и против лопастей головного мозга появились большие парные черные пигментные скопления (имагинальные глаза), то наступил момент 2-й линьки. Нимфа отстает от личиночной кутикулы после ее высыхания, оставивши снятую шкурку (подобно 1-й личинке) под восковым щитом. По количеству снятых шкурок, находящихся под щитом и прилипших плотно к нему с нижней стороны, можно всегда точно сказать, какая стадия взята для исследования.

1-я нимфа самца (рис. 4, *1—20*).

Новое существо, или точнее первая настоящая нимфа (куколка) самца, правда, окончательно лишена пищеварительного тракта, pygidium'а, и сложного сосательного ротового аппарата, хитиновые части которого хорошо остаются видными на сброшенных шкурках, но зато появились опять ноги и антенны (*3*, *7*, *13*, *15*), потерянные при 1-ой линьке 2-ой личинкой. Имагинальные зачатки получают у этой новой стадии сильный импульс к развитию: из слоистых имагинальных зачатков головы образуются сяжки, но нижняя часть их остается недетерминированной; из этих парных участков образуются позднее какие-то отделы головы взрослого самца; несегментированные ноги торчат уже в виде слегка заостренных колбасовидных тел (*7*, *13*, *15*), а в эктодермальных зачатках крыльев появилась уже значительная полость (*12*). Парные круглые грудные зачатки мышц приняли косую, удлиненную форму, свидетельствующую об усиленном росте мышечных элементов во время этой стадии (*10*).

Концы тела 1-ой нимфы слегка подразделены уже на головной и грудной отдел в передней части; что касается брюшка, то уже ясно появилась абдоминальная сегментация (*19*), а некрасящиеся мышечные пучки слегка удлинились и сделались типичными для насе-

комых брюшными мышцами, расположенными косыми рядами, посегментно (*18*).

Как было уже упомянуто выше, появление имагинальных глаз происходит незадолго до линьки 3-й личинки: 1-я нимфа имеет уже поэтому ясно диференцированные глаза. Существуют, однако, исключения из этого правила: у меня имеется, по крайней мере, весьма странный препарат (фиксированный и окрашенный тем же способом, как и все остальные), на котором не видно ни малейшего следа появления пигмента. Это запоздалое развитие и это отсутствие зрительного пигмента дает даже возможность проследить последние остатки личиночного глаза, который при масляной иммерсии виден в качестве компактных пигментных скоплений, заключенных в небольшую удлиненную и измятую прозрачную оболочку — остаток личиночного глазного нерва. Не имея права приписывать исчезновение пигмента какому-нибудь специфичному действию фиксаторов и обработке препаратов, я лично воздерживаюсь пока от какого-то ни было объяснения этого загадочного диморфизма в процессе образования имагинальных глаз. Описанные остатки личиночных глаз видны на фоне головного мозга, который по сравнению с предыдущей стадией увеличился в размере (*5*); брюшной нервный центр значительно сократился и приобрел ясное разделение на три лопасти (*8*).

Гистолиз пищеварительного аппарата находится приблизительно в том же положении, как и у 3-й личинки (незадолго до ее линьки); от слюнных желез и мальпигиевых клеток не осталось почти ни следа, но фагоциты все еще находятся поблизости от гибнущих клеток (*11*, *16*). Мышцы сосательного аппарата тоже не исчезли, они как-то сократились, и, быть может, часть их уцелела, чтобы войти в состав мышц, играющих роль связок у Imago между головою и грудью (*6*).

Семенники сравнительно мало увеличились с предыдущим, но семенные клетки проходят во время этой стадии новые фазы созревания (*14*). Если на разрезах 3-й личинки (личинко-куколка) семенные клетки содержат одну круглую хроматиновую массу (рис. 3, *14*), то у 1-й нимфы эти сперматогонии (по всей вероятности) разбились на п р а в и л ь н ы е с е к т о р ы (п о 6—7 в к а ж д о й к л е т к е) [1].

---

[1] Ввиду чрезвычайно малой величины половых элементов, нужно специально исследовать их созревание и развитие. Для нас важно в данном случае показать, что у каждой новой стадии развития червеца половые элементы также проходят различные стадии, соответствующие той или иной стадии развития насекомого.

Парные семенники продолжаются в парные семепроводы, сливающиеся в одну общую массу, которая находится в последнем абдоминальном сегменте. Этот последний сегмент заканчивается у 1-й нимфы двумя характерными шипами (cerci) (*20*), служащими, как мне думается, для натягивания и разрыва прежней личиночной шкурки и для более легкого и быстрого ее высушивания.

2-я нимфа самца (рис. 5, *1—17*).

2-ая нимфа самца отличается от предыдущей по целому ряду признаков: антенны, ноги и все тело получили уже вполне ясное подразделение на сегменты (*1*, *7*, *12*, *15*); последнее абдоминальное кольцо снабжено длинным выростом (*17*).

Надглоточный головной ганглий всецело вошел в состав головы кокциды и, как бы разделившись посередине вертикальной бороздкой, принял не столько горизонтальное, сколько вертикальное положение (*5*); кроме того, появились незаметные до этих пор парные лопасти этого ганглия, лежащие в ином уровне, т.-е. несколько ниже остальной ганглиозной массы. На самом верху или на самой передней части головы, при основании антенн, обозначились парные лобные глазные линзы с примыкающими к ним пигментными скоплениями (*3*). Несколько ниже, у основания головы, там, где нижний край головного нервного центра находится на одном уровне с первой парой грудных лапок, появились парные круглые глазные линзы (*6*), к которым с обеих сторон и по бокам от средней прозрачной бороздки примыкают два громадных клиновидных пигментных участка (*4*). Брюшной ганглий (*9*) еще больше уменьшился в размерах и стал еле заметным сквозь мощные мышечные пучки груди, которые его обросли (*8*).

При рассматривании тотальных препаратов этой стадии не удалось найти никаких следов распавшегося раньше пищеварительного тракта, его желез и его мышц. Иной результат получился при тщательном обзоре целых серий срезов этой стадии—оказалось, что судьбу желудка можно проследить и здесь, даже незадолго до линьки 2-й нимфы.

Принимая во внимание, что процесс гистолиза желудка наблюдался мною на срезах через 1-ю нимфу между имагинальными зачатками грудных мышц, я стал искать его остатки между удлинившимися грудными мышцами и у 2-й нимфы. Знакомые нам маслянистые капли, появившиеся некогда в ядрах желудочных кле-

ток при начале их гистолиза, остались в том же виде и на этой стадии, на том же месте. Среди этих разбросанных капель желтоватого цвета, сильно преломляющих свет, можно было еще рассмотреть нежную протоплазматическую сеть, представляющую последние остатки клеток желудка, которые находились на границе полного исчезновения и диффузии в окружающую их среду (*11*). Мышцы груди, удлиняясь при своем росте, наталкиваются на это скопление капель остатков желудка и могут, по всей вероятности, еще механически их передвигать. Кроме всего этого, 2-я нимфа самца характеризуется весьма значительными изменениями в половом аппарате: длинные семенники, набитые клетками, исчезли; вместо этого мы видим два овальных семенника, резко очерченных от окружающего жирового тела, наполненных извитыми сперматопластами (*14*). Эти семенники переходят в семепроводы, которые, соединившись вместе в последнем абдоминальном сегменте (*16*), продолжаются в тот хитиновый заостренный шип, который представляет окончание последнего брюшного кольца (*17*).

Взрослый самец (Imago) (рис. 6, *1—10*).

Взрослый половозрелый самец мало чем отличается от только что описанной стадии. Голова его снабжена большими волосатыми десятичленниковыми сяжками (*1*) и двумя парами глаз и глазных линз (*2*, *3*). Более маленькие глаза (фасеточные глаза) находятся на затылке, а большие, обращенные вниз,—на нижней стороне головы. Таким образом, вся голова червеца превращена в сплошной зрительный орган, при помощи которого он может одновременно смотреть и вниз и вверх. Ротовые отверстия отсутствуют. Вся средняя часть тела насекомого занята объемистой средне-грудью с сильной системой продольных мышц (*5*) и двумя громадными крыльями (*9*), превышающими значительно, по своей длине, длину тела самого червеца. Этими крыльями самец Aspidiotus nerii не склонен пользоваться. Чаще видно, как он, покачиваясь, бежит по поверхности листа, мелькая над щитами самок, и волочит свои длинные крылья без всякого употребления.

На срезах с половозрелого самца не видно уже никаких следов личиночной пищеварительной системы—самец этой Diaspinae рождается без ротового отверстия, без ротовых частей, без слюнных желез, без желудка, без кишечника и даже без выделительных органов—мальпигиевых клеток. Природа как-бы наградила его за эту

утрату 4-мя парами глаз, сильными осязательно-обонятельными органами, развитыми десятичлениковыми антеннами, мощными крыльями и половыми органами (*8*). Семепроводы у взрослого самца продолжаются в длинный охитиневший твердый шип, служащий копулятивным аппаратом при старивании с самкой; копулятивный аппарат, находящийся под этим шипом, вместе с последним вводится каким-то образом под восковый щит самки (*10*). Подробности механизма оплодотворения совершенно неизвестны, и роль этого шипа или охитиневших семяпроводов весьма загадочна.

Постэмбриональное развитие самки.

1-я личинка (рис. 7, *1—11*).

Первая личинка самки настолько мало отличается от первой личинки самца, что только опытный глаз и самое внимательное изучение отличает некоторые черты различия. Как уже было показано раньше, это различие сказывается в том, что у молодых новорожденных личинок самок не имеется имагинальных зачатков (дисков), детерминирующих впоследствии сяжки взрослых половозрелых самцов (см. рис. 7). Кроме этого основного различия, можно еще отметить слабую окрашиваемость нервных клеток.

Подобно личинкам самца, молодая личинка самки запускает свои стилеты в паренхиму листа и начинает после этого быстро расти (*4*), округляться. После первого полного охитинения ретортовидных закладок стилет происходит линька.

2-я личинка самки (рис. 8, *1—16*).

Увеличение объема и поверхности 2-й личинки самки вдвое не влечет, однако, за собой увеличения у нее надглоточного и брюшного ганглия, что является вообще столь характерным для личинки самца. Мы видим как раз наоборот, что головной надглоточный и брюшной центр начинают, по мере роста личинки, быстро уменьшаться, при чем это уменьшение не происходит в виде распада нервной ткани, а в виде какого-то рода химического растворения или лизиса периферических нервных клеток. Это своего рода «химическое таяние» нервных центров сказывается волнистостью их краев, что в особенности хорошо заметно (на окрашенных кармином препаратах) на брюшном нервном ганглии (*3*, *9*).

Результат такого быстрого регрессивного развития нервных узлов должен весьма сильно отразиться на функции таких органов чувств, как антенны (*1*), стоящие в связи, при помощи особых нервов, с периферическими частями головного ганглия. Не менее важное действие должна оказать эта дегенерация и на зрительные способности кокциды, так как глазные нервы молодых, только что родившихся личинок обоих полов отходят от пигментных глазков в виде короткого широкого нерва, входя в нижние края надглоточного центра.

Ввиду чрезвычайной малости вторых личинок Aspidiotus nerii, можно было не столько видеть, сколько догадываться, что нервы антенн теряют всякую связь со своими центрами, но что растянутые вследствие роста глазные нервы (*2*) все же продолжают сохранять свою связь с недегенерировавшими еще частями головного мозга, благодаря тому, что эти глазные нервы выходят из более низких участков центрального нервного вещества, не охваченного еще на этой стадии процессом гистолиза, нежели нервы антенн, выходящие из верхнего края ганглия, с которого начался процесс лизиса.

Эти данные и соображения заставляют нас предположить, что к концу развития 2-й личинки последняя, сохраняя еще свои слабые зрительные способности, теряет, наоборот, всякое чутье и другие чувствительные способности, связанные с функцией сяжек.

Несмотря на такой резко обозначившийся поворот в развитии нервной системы, остальные органы приблизительно такие же, как у соответствующей стадии второй личинки самца. На срезах (рис. 8), проведенных удачно через середину 2-й личинки самки, видны не только дегенерирующие надглоточный (*3*) и брюшной центры (*9*), но и какие-то группы клеток, напоминающие по своему характеру нервные клетки, лежащие у основания мышечных пучков ротового сосательного аппарата; вероятнее всего, что это клетки подглоточного ганглия и что поэтому брюшной ганглий, описываемый некоторыми анатомами как подглоточный ганглий, можно считать еще далеко недоказанным. По сторонам от рта видны парные вторичные закладки (зачатки) будущих щетинок 3-й личинки (*6*), превращающиеся незадолго до линьки в хитиновые спирально-закрученные части хобота кокциды. Непосредственно под окончанием мышц рта виден желудок самки (*8*), состоящий, как и у самца, из одного ряда клеток с большими ядрами, лишенных каких бы то ни было мышечных элементов. По бокам от желудка находятся гигантские слюнные железы (*7*), к которым

снизу примыкают самые верхние клетки единственных двух мальпигиевых трубок (*12*), впадающих в нижний отдел прямой кишки. Парные яичники (*13*), на этой стадии похожие на колбы, густо набиты яйцевыми клетками (Keimepitelium) без всякой еще диференцировки на яйценожки, питающие клетки и т. д.

Жировое тело имеет типично личиночный характер. Мышцы представлены вертикальными мышечными пучками.

3-я личинка самки (рис. 9, *1—14*).

Вылупившаяся 3-я личинка лишилась также ног и антенн подобно 3-й личинке самца, но если у последней нервные центры значительно увеличились после этой линьки, то у первой они еще более редуцировались (*2*, *8*). На основании этого процесса дегенерации нервных узлов естественно было вывести предположение, что действительной причиной, вызывающей безвозвратную потерю ног и антенн 3-й личинки после линьки 2-й личинки, является редукция надглоточного и подглоточного ганглиев, которые благодаря этому процессу теряют всякую связь с означенными органами и детерминируют, таким образом, своим регрессивным развитием отсутствие импульса к развитию антенн и ног 3-й личинки самки.

Такое предположение, однако, было бы не обосновано, ибо, сравнивая соответствующие стадии в развитии личинки самца, мы видели, что там, несмотря на увеличение и прогрессивное развитие нервных центров, происходит такая же потеря личиночных ног и антенн после второй линьки. Это сопоставление дает нам повод к заключению, что некоторые органы у насекомых, стоящие между собой в функциональной и коррелятивной связи, могут в течение постэмбрионального развития принимать совершенно различные наследственно-детерминированные направления в своем развитии. Если в данном случае потеря личинкой обоих полов в определенный момент своего развития своих личиночных ног, провизорных органов чувств и передвижения является наследственно детерминированной, то прогрессивный ход развития нервной системы самца и регрессивный у самки также наследственно-детерминированы, но в диаметрально-противоположных направлениях, нежели связанное с ними параллельное явление утраты обоими полами некоторых своих личиночных провизорных органов. П о с т э м б р и о н а л ь н о е р а з в и т и е с а м к и п о с р а в н е н и ю с р а з в и т и е м с а м ц а с о п р о в о ж д а е т с я, т а к и м о б р а з о м, н е т о л ь к о

явлениями постепенной дегенерации, но и постепенной онтогенетической декорреляцией функционально и анатомически связанных между собой целых систем органов.

Если до сих пор различие в постэмбриональном развитии того и другого пола кокциды сказывалось лишь в присутствии или отсутствии имагинальных дисков, а также в прогрессивном или регрессивном развитии нервной системы, то после 2-й линьки разница между самцом и самкой становится значительно более существенной и по целому ряду других признаков. У 3-й линьки самки не наблюдается появления и развития имагинальных зачатков головы, антен, ног и крыльев, но зато и не наблюдается регрессивного метаморфоза пищеварительного тракта (*7*, *9*). Если 3-я личинка самца превращается, таким образом, не линяя, в своего рода личинко-куколку, т.-е. в стадию, содержащую еще провизорные личиночные признаки (pygidium, личиночные глаза и т. д.) на-ряду с имагинально развивающимися морфологическими признаками (жировое тело и т. д.), то самка уже не развивается далее прогрессивно, а как бы, сохраняя свой личиночный характер, останавливается с этого момента в своем развитии. Несмотря на то, что некоторые морфологические признаки (как, напр., личиночные глаза на растянутых глазных нервах (*1*, *3*), а еще более pygidium (*14*), не отличимый у обоих полов на этой стадии развития) остаются идентичными у самца и самки 3-й личинки, нужно думать, что общее состояние биохимическое и физиологическое мужских и женских особей незадолго до 3-й линьки весьма различно. Чтобы убедиться в этом, достаточно взглянуть на клетки жирового тела, которые у самки продолжают сохранять свой типичный личиночный характер (клетки с включениями без ячеистой плазмы) в то время, как у самца они изменяются, превращаясь в набухшие клетки с ячеистой плазмой и ничтожно маленькими жировыми включениями в плазме.

Приближение 3-й линьки можно хорошо предсказать по двум признакам: если у самца (соответствующей стадии) критерием для этого являлось начало гистолиза всей пищеварительной системы, то у самки одним из предвестников ближайшей линьки является охитинение уже в третий раз закладывающихся ретортовидных тел (зачатки измененных ротовых частей «хобота» (saete) взрослой половозрелой самки), которые у 3-й личинки самца не закладываются в третий раз. Другим хорошим признаком является

степень развития половых органов: яичники и яйцеводы к этому времени настолько удлинились, что достигают своими верхними краями чуть ли не до слюнных желез (*10*). Удлиненные яйцеводы усажены мелкими яйцевыми клетками (*10*), трудно различимыми даже при масляной иммерсии, с сидящими над ними довольно крупными питающими клетками, видными уже довольно ясно.

Взрослая живородящая самка (4-я личинка самки) (рис. 10, *1—18*).

Появившаяся взрослая самка почти не отличается по своим морфологическим признакам от предыдущей стадии,—произошло лишь увеличение насекомого, которое приняло объемистую, шарообразную форму, уплощенную в дорзо-вентральном направлении. Третья линька была, таким образом, своего рода увеличительной линькой, влекущей за собой количественные, а не качественные изменения в характере червеца. Стадия живородящей самки не соответствует ни в чем 1-ой нимфе самца,—ее правильно было бы назвать 4-й личинкой самки. Жизнь этой самки после третьей линьки значительно превышает отдельные сроки жизни остальных стадий развития, взятых в отдельности: можно поэтому у живородящих самок различать таких, которые молоды, таких, которые только что начали рождать, и, наконец, таких, которые совершенно состарились. Многие изменения во внутренних органах сопутствуют этим различным возрастным состояниям.

Если на тотальных, даже окрашенных препаратах трудно различить отдельные органы насекомого, так как тело самки густо и плотно набито созревающими яйцами и эмбрионами, сидящими на разросшихся яичниках, то на серии продольных и поперечных срезов можно проследить судьбу большинства органов. Надглоточный ганглий стал настолько маленьким, что еле выдается за края верхнего хитинового края сосательного аппарата (*3*), брюшной ганглий настолько стал тонким и узким, что осталась почти одна центральная ганглиозная масса, как и у надглоточного ганглия (*8*). Несмотря на такую почти полную атрофию нервной ткани, личиночные глаза сохранились—они сидят на неимоверно растянутых глазных нервах, продолжающихся по направлению к остаткам головного мозга (мне лично не удалось проследить, существует ли еще связь этого глазного нерва с ганглием) (*2*, *4*). Пищеварительная система функционирует до конца жизни червеца. Однако в

ядрах желудочных клеток уже стареющих самок нередко попадаются те же маслянистые капли которые появлялись у самцов незадолго до гистолитического распада его желудочных клеток. Кроме этого мне не удалось ни разу увидать мальпигиевых клеток у взрослых самок, несмотря на самый тщательный просмотр целых серий препаратов этих насекомых. Эти данные как бы указывают на то, что у стареющих самок имеется все же слабо выраженная тенденция к потере кишечника, желудка и остальных пищеварительных органов путем гистолиза (*6*).

Непормальное увеличение и распухание самки влечет за собой изменения и в ее мышцах. Некоторые продольные мышцы, связывающие сегменты, оказываются непомерно растянутыми вследствие растяжения этих сегментов; на таких мышечных волокнах сарколемма заметно отделилась от мышечной ткани, а мышечные ядра, лишенные ядер и их способности окрашиваться краской, лежат в промежутках между отставшей измятой оболочкой и самой мышцей. Это явление, напоминающее вполне то, что происходит при фибролизе мышечной личиночной ткани во время метаморфоза мух (Diptera), указывает на то, что и у взрослых стареющих самок кокцид намечается нечто в роде распада и фибролиза мышечных волокон. (До строматолиза—распада мышечной ткани—дело не доходит.) Кроме перечисленных органов, все тело самки наполнено сравнительно редко разбросанными жировыми клетками, сохраняющими свой личиночный характер до смерти самки (*12*), а также разросшимися яичниками с яйцами, находящимися на различных стадиях своего развития, кончая совершенно сформировавшимися эмбрионами (*1*). Созревающие яйцеклетки сидят на яйценожках и окружены одним рядом клеток, отделенных большими просветами между собой, дающими возможность окружающей целомической жидкости непосредственно проникать до оболочки яйцеклетки. Над яйцеклеткой помещены три крупные питающие клетки (*10*), плазма которых интенсивно красится ядерными красками; эти яйцеклетки имеют большие хроматиновые ядра, заключенные в широкие прозрачные вакуоли (большое количество таких ядер неправильной величины указывает на их распад). У некоторых питающих клеток имеются протоплазматические тяжи, входящие как будто прямо в плазму яйцеклетки, где последняя как бы разбивается на крупные жировые капли кругом ядра яйцеклетки (*11*). Эти загадочные тяжи, которые я имел возможность неоднократно видеть, подтверждают мнение Красильщика, наблюдавшего как раз это явление у различ-

ных Hemoptera; данные этого автора были признаны, к сожалению, фантастическими некоторыми последующими исследователями.

Когда роль питающих клеток оказывается законченной, эти клетки либо отпадают, по всей вероятности, сами, либо оказываются сбиты чисто механическим путем. Оторванные от своего прежнего места, они попадают сперва между яйцами, а затем постепенно оказываются оттесненными к краям тела матери, где скопляются в изрядном количестве (*13*). Такие оторванные клетки, распадающиеся и растворяющиеся гистолитическим путем, привлекают к себе значительное количество кровяных элементов—фагоцитов (*14*). Если роль фагоцитов была весьма наглядно видна при гистолизе пищеварительного тракта самца, то и у самки более чем вероятно, что таковые получают обильную пищу при распаде ее питающих клеток.

Не останавливаясь на разборе различных стадий эмбрионального развития Aspidiotus nerii, которые на срезах через зрелых самок представлены весьма полно (работа И. Мечникова касается как раз эмбрионального развития того же вида, т.-е. Aspidiotus nerii, но сделана не на основании срезов через развивающихся эмбрионов, а через прямое наблюдение in vivo выдавленных яиц из тела самки), я обратил главное внимание на судьбу яйцеводов и яйцевых клеток у самок в различные периоды ее жизни. Это было потому важно, что Синьорэ, один из старых анатомов и систематик кокцид, утверждал, что у некоторых червецов из подсемейства Diaspinae выход эмбрионов происходит через простой разрыв стенок материнского тела, которое быстро после этого зарубцовывается, оставляя черную точку в виде следа. Если такое явление возможно, то оно указывало бы на дегенерацию и потерю функциональной способности яйцеводов. У некоторых червецов, однако, по моим наблюдениям, рождение личинок происходит нормальным путем, через влагалище, но гистологическое исследование самих яйцеводов доказывает тем не менее сильную дегенерацию клеток яйцевых трубок и яичников, благодаря чему просвет яйцеводов все увеличивается по мере созревания самки (*5*). Наиболее молодые яйцеклетки и питающие клетки, оставшиеся на дегенерирующих терминальных окончаниях яичника, обречены на гибель и начинают постепенно распадаться, делаясь, по всей вероятности, тоже достоянием фагоцитов.

Если у этого вида кокциды мы не имеем настоящей дегенерации яйцеводов, то это еще не значит, что у других диаспин этого не бывает (к сожалению, этот вопрос совершенно не изучен). У нашей

палеарктической диаспины Lepidosaphes ulmi такая дегенерация более чем возможна, так как мне пришлось наблюдать, что зрелые самки этого вида не живородящи и не яйцекладущи—самки погибают, наполненные вполне зрелыми яйцами, и сохраняют их в своем высохшем теле до следующей весны. Если это возможно среди наших незначительных представителей этой группы насекомых, то что же говорить о той богатой неисчислимыми видами тропической фауне совершенно не исследованных в этом отношении кокцид. Исследуя семеприемники у Aspidiotus nerii и у Lepidosaphes ulmi, мне удалось найти у некоторых еще очень молодых половозрелых самок спирально закрученные, сильно преломляющие свет лентообразные сперматопласты, вложенные самцом при копуляции в семеприемник (*15*). Эти сперматопласты, совершенно аналогичные тем, которые находились в семенниках 2-й нимфы и взрослого самца, не содержали уже почти ни одного сперматозоида, которые, по всей вероятности, уже продвинулись и разбрелись выше по влагалищу и яйцеводу; лишь отдельные сперматозоиды в виде еле заметных точек были видны в сперматопласте при самых больших увеличениях (Zeiss, hrommog. imers., ocul. 12).

Факт присутствия сперматопласта у довольно молодых взрослых самок показывает нам, во-первых, что акт оплодотворения самцом действительно происходит, во-вторых, что копуляция совершается вскоре после третьей линьки самки и что, в-третьих, полное развитие самца заканчивается уже к моменту третьей линьки самки или вскоре после нее. Таким образом, темп развития 1-й и 2-й нимфы самца очень быстрый, во многом превосходящий темп медленного созревания самки в конце жизни ее 3-й личинки и начала развития последней ее стадии (живородящей самки).

Метаморфоз кокцид и алейродид.

Сопоставляя развитие самца с самкой у Aspidiotus nerii и суммируя вышеприведенные факты, мы оказываемся в праве сказать, что самка останавливается в своем развитии на стадии 3-й личинки, соответствующей той же стадии 3-й личинки или личинко-куколки самца; самка сохраняет при этом типичные личиночные морфологические признаки (pygidium, жировое тело, ротовые части и т. д.), теряя, с другой стороны, путем атрофии

другие, тоже личиночные провизорные признаки как антенны, ноги, личиночную нервную систему.

Самец, развиваясь вначале совершенно аналогично и параллельно самке и претерпевая вначале тоже атрофию некоторых личиночных органов, как антенны и ноги, начинает с 3-й личинки развиваться отлично от самки: некоторые органы. редуцирующиеся у самки (как нервная система, глаза и т. д.), развиваются прогрессивно, другие, остающиеся без изменения у самки (как, напр., глаза, ротовой сосательный аппарат, слюнные железы, желудок, кишечник, мальпигиевы трубки), начинают дегенерировать и пропадать; наконец, есть такие органы, которые остаются у самца (жировое тело), но резко изменяют свой характер и, теряя личиночный облик, приобретают имагинальные особенности. В конечном итоге половозрелый самец имеет как раз такие органы, которых не имеет самка, и, наоборот,—получается полный диморфизм морфологических признаков. Действительно, хотя самка лишена антенн и ног, а нервная система с слабо функционирующими личиночными глазами редуцирована, у нее остались зато функционирующие ротовые части, пищеварительный тракт с железами и личиночный прядильный аппарат (pygidium); самец, как раз наоборот, снабжен мощными антеннами, двумя парами громадных глаз, цепкими ногами, большими крыльями, сильными мышцами, имагинальной сегментацией тела и прогрессивно развившейся и усложнившейся нервной системой, зато он совершенно лишен ротового отверстия, ротовых частей, желудка, слюнных желез, кишечника и выделительных органов. Этот самец живет, не питаясь, в течение нескольких дней и оплодотворяет, по всей вероятности, лишь двух самок, откладывая в семеприемник одной самки правый, а затем левый сперматопласт из левого семенника в другую самку.

Это исключительный, в своем роде, онтогенез, завезенной к нам тропической кокциды наталкивает на мысль, что перед нами действительно случай размножения вполне взрослого самца со своей личинкой. Однако, в виду сложности данного случая, решить сразу вопрос такой принципиальной важности не является возможным. Для этого необходимо сравнить, хотя бы в самых общих чертах, данный случай с другими случаями развития разных подсемейств кокцид, а также принять во внимание метаморфоз насекомых вообще.

У большинства самцов кокцид развитие протекает в основных чертах подобно тому, что мы видели у Aspidiotus nerii. Однако явле

ние гистолиза пищеварительной системы отличает наш вид от других червецов. Обычно кишечник остается у имагинальной формы самца не функционирующим благодаря тому, что передняя часть пищевода, а также часть задней кишки частично дегенерируют (Dactylopius citri). Кроме этого отличия, существует и другое: некоторые самцы из подсемейства Coccinae, как, напр., Pseudochermes и Cerococcus лишаются во взрослом состоянии не только крыльев, но и сяжек.

Значительно большее разнообразие в развитии и в редукции различных органов встречается у самок кокцид.

У одного вида Eriopeltes из подсемейства Lecaninae и у вида Apiomorpha из подсемейства Coccinae ноги самок остаются в виде укороченных рудиментов. У видов Opistoscelis и Cryptococcus атрофия ног и антенн выразилась в несколько ином виде: в то время как у первой осталась только третья пара ног, у второй сяжки рудиментарны, передние и средние ноги совершенно отсутствуют, а задние остались в виде укороченных остатков. У одной кокциды Aclerda (Lecaninae) самки тоже без ног, подобно нашему виду; но сяжки остались в виде маленьких рудиментов. Курьезнее всего ход постэмбрионального развития одной чилийской виноградной кокциды из подсемейства Margarodinae, а также у некоторых представителей группы Pyrophorinae. У этих насекомых молодые, свободно живущие самки снабжены антеннами, ногами и сосательным аппаратом (rostrum), затем следует ряд стадий, во время которых пропадают ноги и антенны, а под конец и кишечник с ротовыми частями дегенерирует путем, гистолитиза подобно кишечнику Aspidiotus nerii и многих куколок Holometabola; после последней линьки выходит взрослая самка, вновь снабженная ногами и сяжками, но лишенная пищеварительной системы и ротовых частей. Развитие самки этих видов во многом сходно с развитием самца Aspidiotus nerii с тою разницей, что взрослая самка, вылупляющаяся из кокона, имеет ноги, антенны и другие морфологические признаки личиночного характера, а не имагинального, как у самцов наших Diaspinae. Если у кокцид прохождение кукольной стадии встречается у большинства самцов и в виде редкого исключения у некоторых видов самок, как у чилийской виноградной Margarodes vitium, то у близких родичей кокцид в семействе алейродид (Aleurodidae) оба пола проходят стадию неподвижной, лишенной конечностей, куколки, называемой puparium, и оба пола заканчивают свой метаморфоз в виде недиморфных, крылатых особей. Подобно Thysanura, Orthoptera, Dermatoptera, Copeognatha, Isoptera, все

наши Rynchota—типичные насекомые с неполным превращением (epimorpha). Самое существенное в неполном превращении то, что молодые стадии насекомого представляют как бы миниатюрное изображение половозрелой формы,—иными словами, эпиморфные насекомые лишены настоящих личинок в полном смысле этого слова, ибо неполовозрелая особь не отличается по своим морфологическим признакам от половозрелой; в этом отношении насекомые с неполным превращением не имеют личинок, а лишь состояние молодости или «Jugendzustände», по выражению Heymons'a. Обращаясь к нашему классу Rynchota, мы видели, что филоксеровые, тли (за исключением Hamamelites betulae), листо-блошки и хермесы сохранили свой типичный эпиморфоз, эволюируя более в смысле приобретения и усложнения гетероциклизма и гетерогонии (или смены партеногенетического с обоеполым поколением), приспособленных для наилучшего использования смены растительности в течение года, служащей источником питания для этих насекомых. В совершенно ином направлении приспособлялись кокциды и алейродиды. Руководящим направлением были здесь: тенденция к приобретению округлых или уплощенных форм с выработкой особых защитных лаковых или восковых выделений и главное к редукции и атрофии органов молодых стадий в онтогенетическом развитии, превративших этих насекомых, не имевших настоящих личинок, в такие, у которых появились личинкоподобные существа, напоминающие личинок Holometabola. С приобретением личиночных форм последовал неминуемо и метаморфоз. Но, спрашивается, что значит личинка вообще, и как появились личинки у насекомых с полным превращением?

Под настоящей личинкой нужно подразумевать н о р м а л ь н о н е п о л о в о з р е л о е н а с е к о м о е, к о т о р о е у т р а т и л о п р и з н а к и п о л о в о з р е л о й ф о р м ы и п р и о б р е л о ц е л ы й р я д н о в ы х п р о в и з о р н ы х о р г а н о в, п р и с п о с о б л е н н ы х д л я л и ч и н о ч н о й ж и з н и в и н ы х у с л о в и я х, н е ж е л и п р о т е к а е т ж и з н ь в з р о с л о г о п о л о в о з р е л о г о н а с е к о м о г о. Полное превращение с метаморфозом или голометаболизм есть поэтому явление более позднее, происшедшее только что указанным путем из неполного превращения или эпиморфоза, когда эпиморфные личинки приобрели новые вторичные провизорные органы.

Отвечая на вторую часть поставленного вопроса и возвращаясь к нашим кокцидам, мы видели, что на наших глазах проис-

ходит процесс превращения эпиморфных насекомых в голометабольных. Первый этап к оличинению должен сказываться в редукции эпиморфных органов эпиморфного насекомого. Достаточно вспомнить приведенные выше примеры атрофий «личиночных» органов кокцид и унаследованную полную внезапную утрату ног и антенн молодых неполовозрелых самцов личинок Aspidiotus nerii, чтобы убедиться, что здесь действительно происходит редукция эпиморфных органов, ненужных для молодых стадий насекомого, проводящего к тому свою жизнь в иных условиях, нежели взрослый самец. Эта утрата органов или эта первая фаза оличинения не заменяется у самок кокцид новыми имагинальными признаками, поэтому самки и не претерпевают дальнейшего полного превращения. Второй этап к оличинению должен проявляться в приобретении специальных личиночных провизорных органов, утрачиваемых взрослой половозрелой формой. Такие органы мы тоже имели у кокцид: типичный провизорный pygidium со своими сложными щеточками, зубчиками, церпороидами и восковыми железами, характерный для личинок, пропадает бесследно после 3-й линьки у самца Aspidiotus nerii. Эта утрата провизорных органов, столь характерная для самца и представляющая второй этап к оличинению, не касается, однако, самок диаспин—последние становятся половозрелыми не сбрасывая, а сохраняя провизорный личиночный pygidium.

Типичный эпиморфный орган Rynchota (я имею в виду сложный сосательный аппарат rostrum с пищеварительным трактом, всегда присутствующий и у личинок и у взрослых форм всех Rynchota) остается лишь у самок червецов, но утрачивается бесследно самцом нашей диаспины. Эта утрата характерного эпиморфного признака считается (Heymons) за явление вторичное, и так как здесь идет дело лишь о потере органов, а не о приобретении новых органов, то Heymons не считает метаморфоз самцов кокцид ни за настоящий эпиморфоз, ни за настоящий метаморфоз, а за особый вид эпиморфоза, называемый им hyperepimorphose (гиперэпиморфоз). Такое объяснение нельзя считать, однако, вполне обоснованным. Достаточно вспомнить весь приведенный нами анализ и сравнение хода постэмбрионального развития самца по сравнению с самкой, чтобы убедиться в том, что у самца существует настоящий метаморфоз, совершенно аналогичный тому, который происходит у Holometabola. Присутствие имагинальных дисков на ранних стадиях развития, типичная стадия куколки 3-й личинки, появление типично имагинальных антенн, глаз, сегментации тела, крыльев, ног и т. д.,—

все это доказывает типичный метаморфоз. Если вспомнить, что редукция кишечника есть, наоборот, явление исключительно вторичное, и что пищеварительная система остается часто и у взрослых форм личинок червецов, то предположение Heymons'а теряет всякое свое значение.

Да иначе и не могло быть, раз насекомые с неполным превращением, как наши кокциды, превратились, благодаря сидячему образу жизни, в настоящих личинок с утратой эпиморфных органов и приобретением вторично-провизорных органов; приобретение вторично-провизорных органов лишь частичное, ибо самый акт прикрепления не дает возможности выработаться таким типичным провизорным органам большинства голометабольных насекомых, как напр., ложноножки, поэтому развитие самца должно было протекать со стадией настоящей куколки, превращающейся путем полного метаморфоза во взрослую половозрелую имагинальную форму.

В то время как у Aleurodidae оба пола приобрели этим путем настоящий метаморфоз, превративший целое большое семейство типичных эпиморфных Rynchota в насекомых с полным превращением, мы видим, что у кокцид одни самцы сделались метаморфными, в то время как самки, останавливаясь в своем постэмбриональном развитии на стадии 3-й личинки и сохранив утрату одной группы личиночных провизорных органов, а также сохранив вторично приобретенные провизорные личиночные органы—превратились этим путем в половозрелых личинок.

Эти соображения дают нам безусловно возможность сказать, что самка кокциды, по своим морфологическим признакам, есть настоящая личинка, соответствующая и морфологически и генетически личинкам Holometabola. Если самец, не останавливаясь на этой стадии, заканчивает свое развитие полным метаморфозом, а затем спаривается со своей личинкой-самкой, то мы в праве видеть в этом явлении—«педогамию». Размножение у кокцид есть педогамия насекомых, бывших ab origine типичными эпиморфными, но приобревшими в течение своей эволюции настоящий моносексуальный метаморфоз.

Представим себе теперь, что у личинки и у самки кокцид не имеется никаких утрат личиночных органов и нет никаких новых провизорных органов (как это, впрочем, часто встречается у под-

семейства Lecaninae и Coccinae и друг.), но что самец развивается тем же путем, как Aspidiotus nerii. В праве ли мы были бы тогда утверждать, что это педогамия. Я думаю, что нет, так как для того, чтобы была настоящая, хорошо выраженная педогамия, недостаточно того, что насекомое созрело на ранних стадиях своего постэмбрионального развития, а необходимо, чтобы оно было снабжено личиночными провизорными органами, утрачиваемыми при полном превращении самцами данного вида. Если у диаспин педогамия, таким образом, ясно выражена, то у многих других семейств червецов мы встречаем лишь спаривание половозрелого самца (превратившегося во взрослую форму путем метаморфоза и с прохождением стадии куколки) со своей самкой, созревшей на ранних стадиях развития и остановившейся на стадии 3-й линьки, но не приобревшей каких-либо провизорных и специализованных органов, приспособленных к ранним стадиям постэмбриональной жизни, и не утратившей эпиморфных органов [1].

Это созревание самок, происходящее на три линьки ранее самца, явление, которое свойственно всем червецам (одинаково тем, у которых самки приобрели личиночный habitus и у тех, которые сохранили свои эпиморфные признаки), не является, однако, чем-либо обычным среди насекомых. Это явление вовсе не аналогично тому обычному половому диморфизму, когда самка, напр., лишена крыльев, а самец сохранил крылья (напр., Lampyridae—светлячки, многие Orthoptera, напр., таракан—Periplaneta orientalis и другие, многие Lepidoptera, напр., Orgyia antiqua и т. д.); в этих случаях количество линек у самца и у самки одинаково—созревание самки происходит здесь не только в одно и то же время с самцом, но, как раз наоборот,—иногда вылупление бескрылых самок происходит позднее, нежели самцов (Orgyia antiqua). В перечисленных случаях мы не только не имели намека на педогамию, но даже не имели намека и на раннее созревание в течение онтогенеза, а лишь на явление редукции у самок некоторых органов (почти всегда крыльев и ротовых частей), остающихся у самцов.

В то время как, с одной стороны, педогенез или вернее педопартеногенез (личиночное созревание) был давно известен у мух,

---

[1]) У кокцид Lecaninae, Coccinae встречаются еще другие интересные случаи: у самки могут быть специализованные провизорные органы (как, напр., pygidium) но личиночные эпиморфные органы, как, напр., ноги и антенны, лишь отчасти редуцированы и все же присутствуют.

напр. Miastor, т.-е. у насекомого с типичным голометабольным метаморфозом, с другой—мы не имели до сих пор примера педогенеза у насекомых с неполным превращением. Я лично думаю, что диаспины, принадлежащие к Rynchota (epimorpha), созревая на ранних стадиях своего постэмбрионального развития, приобрели нечто в роде педогенеза. Приобретение, однако, параллельно с способностью размножаться на ранних стадиях онтогенеза, еще некоторого сходства в основных чертах своего развития с полным превращением сгладило это резкое различие между голометабольным педогенезисом и эпиморфным педогенезисом у кокцид, хотя по существу мы здесь имеем несомненно раннее созревание самок эпиморфной группы насекомых.

Сравнивая процесс созревания и онтогенез педогенетических личинок миастора с тем, что происходит при раннем созревании и онтогенезе у самок диаспины, мы видим, что все же имеется некоторое сходство между голометабольным и эпиморфным педогенезисом.

У личинки миастора происходит дегенерация клеток яйцеводов уже при самой их закладке, чего не происходит у Aspidiotus nerii, но зато кокцида уже вполне созрела после 3-й линьки, тогда как личинка Miastor'а созревает лишь после 4-й линьки. У личинки мухи созревание яиц происходит насчет распадающихся и растворяющихся гистолитическим путем органов, у молодой созревающей кокциды тоже происходит распад питающих клеток и фибролиз мышц. Более детальное изучение постэмбрионального развития у других диаспин (как, напр., Lepidosaphes ulmi) должно выяснить, что дегенерация яйцеводов может происходить не в начале онтогенеза, как у миастора, а в конце его при окончательном созревании; таким образом, в конечном итоге получается в первом и во втором случае одно и то же, именно рождение либо живых личинок, либо зрелых яиц через разрыв материнской кутикулы. Если, однако, интерес в случае педогенеза личинок миастора сосредоточивается на том, что педогенетические личинки могут давать партеногенетическим путем большое количество педо-партеногенетических поколений, и что затем, внезапно, некоторые поколения личинок превращаются путем метаморфоза во взрослых половозрелых крылатых самцов и самок, размножающихся обычным половым путем, — то в нашем случае внимание должно сосредоточиться на том, что самки диаспины Aspidiotus nerii могут размножаться партеногенетическим или, вернее, педо-партеногенетическим, а в

иных случаях половым путем, т.-е. при помощи самца или путем «педогамии» [1]).

При сравнении этих двух случаев выясняется какая-то тесная связь между ранним созреванием и партеногенезом. У личинок миастора эта связь остается ненарушимой, у Aspidiotus nerii мы видим иное: педо-партеногенез и педогамия могут чередоваться в зависимости от внешних условий, питания и т. д. Это исключительно раннее созревание молодых кокцид партеногенетическим путем сделало существование самцов не обязательным, однако самцы не исчезли совсем, как это часто бывает при партеногенезисе самок (напр. Dixipus morosus из Phasmidae и др. насекомые), а, наоборот, самцы, эволюируя дальше, специализовались и приспособились к брачной жизни со своими рано созревающими и измененными личинками [2]).

На эту специализацию указывают такие органы, как, напр., длинные, острые, охитиневшие семепроводы, служащие, быть может, для прокалывания воскового щита или вообще для удобного введения всего копулятивного аппарата под восковой щит и во влагалище самки; к таким же органам вторичного характера должны быть отнесены глаза, из которых нижняя пара обладает, по всей вероятности, какими-то особыми зрительными функциями, а верхние служат, быть может, для того, чтобы быстро находить тех самок, которые часто бывают укреплены на нижней поверхности листьев. (Нижняя поверхность многих листьев бывает всегда при ползании самцов по листьям обращена к его затылку или верхней части головы, где и находятся эти глаза). История появления такого удивительного, в своем роде, размножения кокцид

---

[1]) Факт существования «педогамии» заставляет прибавить к слову педогенезис приставку «партено», чтобы оттенить разницу между случаями сексуального педогенеза и случаями партеногенетического педогенезиса.

[2]) За последние годы появились короткие заметки (Börner, Reh.), считающие размножение самок кокцид за неотению. Термин неотения хорошо подходит к тем случаям размножения, когда сохраняются личиночные признаки животного. Хотя у самок кокцид и имеется такая персистенция личиночных признаков, как, напр., rostrum у самок, тем не менее этот термин не подходит для этого случая. Во-первых, сохраняющиеся признаки не настоящие личиночные признаки, а типичные эпиморфные органы, т.-е. органы не встречающиеся у молодых и половозрелых форм эпиморфных насекомых. Так как у таких насекомых не имеется настоящих личинок, то это также не настоящие личиночные органы. Во-вторых, появление вторично-провизорных органов или «оличинение» может быть выражено только термином «педогенез»—отсюда спаривание «педогамия».

должна быть объяснена следующим образом: кокциды и алейродиды стали, благодаря сидячему и прикрепленному образу жизни, приобретать личиночный характер, подобно личинкам Holometabola. Благодаря такой утрате личиночных эпиморфных органов и приобретению новых провизорных личиночных органов переход к имагинальной форме мог происходить только через полное превращение с прохождением стадии неподвижной и не принимающей пищи куколки. Если алейродиды превратились таким образом из насекомых с неполным превращением в насекомых с полным превращением, то иначе случилось с кокцидами. У последних лишь одни самцы последовали этой эволюции, а самки, остановившись в своем развитии, стали размножаться партеногенетически на ранних стадиях развития. Этот факт дал новый толчек к эволюции самцов, которые приобрели новые специализованные органы для брачной жизни со своими личинками. В результате получились самцы, проходящие настоящий метаморфоз с надставками в последних стадиях онтогенеза, а самки, не проходя стадии куколки, превратились в педо-партеногенетических личинок, могущих, однако, спариваться со своими самцами, что и создало «педогамию» и всю сложную и запутанную картину размножения кокцид.

Обоеполые и партеногенетические культуры.

Материалом для изучения постэмбрионального развития самца и самки этой тропической кокциды служили, главным образом, обоеполые культуры этих насекомых, живших на оранжерейном растении Aucuba japonica. На этом растении, в особенности, когда оно находится во влажной и теплой тепличной атмосфере, развиваются в большом количестве самцы; наоборот, самки присутствуют лишь в незначительном количестве (на 70% самцов приблизительно 30% самок). Некоторые растения, зараженные этими обоеполыми культурами, вынутые из теплицы, содержались мною в течение многих лет при обычных комнатных условиях. Эта новая обстановка, однако, мало влияла на % отношения полов и только по прошествии трех лет рождаемость самцов как будто слегка уменьшилась.

На разных видах пальм, как, напр., Chamaerops, Latania и др., тот же Aspidiotus nerii размножается исключительно партеногенетически и дает в партеногенетических потомствах одних только самок. Интересно, что внешние условия уже не влияют на детерминизм полов, так как все равно, будет ли пальма поставлена во влажную тепличную атмосферу или в сухую комнатную,—культуры червецов остаются партеногенетическими, и появления самцов не наблюдается. Несмотря на пересадку таких партеногенетических самок с пальм на растение Aucuba japonica, появления самцов в первом поколении тем не менее не наблюдается. Самцы не появляются даже тогда, когда это растение с пересаженными на него партеногенетическими самками и их потомством содержалось вновь в условиях тепличной атмосферы и температуры чуть ли не в течение полутора лет. Были сделаны еще мною попытки пересадки партеногенетических самок из женских культур на плющ Helix haedera,—получились опять чисто партеногенетические линии. Из всего этого стало постепенно выясняться, что, с одной стороны, имеется как будто несомненное влияние питания на характер культуры, но что, с другой стороны, и пол самца детерминируется только при оплодотворении самцом. Для проверки этого положения я закрывал молодых еще неполовозрелых самок кокцид из обоеполых культур тонкими листами папиросной бумаги, вполне достаточными, чтобы воспрепятствовать оплодотворению. В результате нескольких таких опытов я получил в потомстве исключительно одних самок и ни одного самца, в то время как от оплодотворенных в таких случаях самок на растении Aucuba japonica получаются по точно проверенным мною данным, напр., от двух оплодотворенных самок—214 самцов и 10 самок, от одной оплодотворенной самки—81 самец, 12 самок и 8 личинок (пол которых нельзя было точно определить) или еще от другой самки—36 самцов и 10 самок. Эти предварительные опыты показывают, что мужской пол в обоеполых культурах зависит несомненно от соединения женской яйцеклетки со сперматозоидом, когда же таковогo не происходит, то получаются от неоплодотворенных яиц лишь одни самки. Этим вполне объясняются процент отношения полов в обоеполых культурах и появление чистых женских линий в партеногенетических культурах, где отсутствуют самцы. Интересно, что у кокцид мужской пол детерминируется, таким образом, не гетерохромозомой или вообще диморфизмом сперматозоидов, а, по всей вероятности, одним фактом оплодотворения или неоплодотворения яйца.

Самки из обоеполых культур и самки из партеногенетических культур, воспитанные на Aucuba japonica, отличаются от партеногенетических самок с плюща, пальм и некоторых спаржевых оранжерейных растений.

Это различие сказывается, во-первых, в цвете: самки из обоеполых и партеногенетических культур яркого, чисто-зеленого цвета; самки же с пальм имеют редко разбросанные жировые клетки буроватого цвета, так что на живых самках удается рассмотреть многие их органы, как, напр., трахеи, слюнные железы и т. д. Второе резкое различие между самками с Aucuba j. и с пальм сказывается в частом отсутствии у вторых личиночных глаз, которые у первых сохраняются до конца жизни.

Третье и самое большое различие заметно в величине самого тела самки и в количестве яиц половозрелой, начавшей рождать самки. Измерения самок из обоеполых культур с Aucuba j., а также из партеногенетических культур с того же растения, затем измерение самок из партеногенетических культур с пальм Chamaerops показали, что самые большие самки получаются в первом случае, несколько меньшие во втором и, наконец, совершенно маленькие, а иногда даже и карликовые получаются в третьем случае.

Если выразить условно отношение величины длины к ширине самых больших самок из обоеполых культур через 4, то величина партеногенетических самок с того же растения будет равна 2; максимальная величина партеногенетических самок с пальмы выразится тогда через 1, а минимальный размер партеногенетических самок с пальмы будет равен $1/_2$. Таким образом, наибольшая сексуальная самка превышает наименьшую партеногенетическую в 8 раз! В зависимости от величины самки стоит и развитие их яичников,—чем больше самка, тем больше у нее яиц, чем меньше самка, тем меньше у нее яиц.

В то время как гигантские самки из обоеполых культур в состоянии дать около ста личинок, маленькие карликовые особи содержат лишь всего пять-шесть яиц. Между этими крайними проявлениями плодовитости и ее отсутствием заметны все возможные переходы.

Такая индивидуальная изменчивость должна быть приписана длительному влиянию питания на ряд поколений этого червеца: без всякого сомнения Aspidiotus nerii находится в оптимальных условиях на растении Aucuba japonica, где питание обильно, и, наоборот, на разных видах пальм, где питание, по всей вероятности, скудно, насекомое оказывается в худших условиях, что влечет за собой и его уменьшение.

Postembryonale Entwickelung, Parthenogenese und «Pedogamie» bei den Schildläusen (Coccidae).

E. Gabritschevsky.

(Aus dem Institut der Vergleichenden Anatomie. Moskau.)

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

(*Mit Tafeln I—IV.*).

Ein genauer anatomischer und hystologischer Vergleich der progressiven männlichen und regressiven weiblichen postembryonalen Entwickelung bei der Schildlaus Aspidiotus nerii (Diaspinae) und anderen Cocciden-Gattungen, zeigt uns, dass diese typisch epimorphen Rynchota eine merkwürdige und gut ausgeprägte unisexuelle männliche Holometabolie erworben haben, wogegen die Weibchen die Epimorphose beibehalten haben. (In der naheverwandten Aleurodiden-Gruppe ist eine bisexuelle Holometabolie mit einem «Pupariumstadium» eingetreten.) Der morphologische und hystologisch-physiologische Dimorphismus bei den Geschlechtern wird nur nach der zweiten larvalen Häutung im vollen Maasse wahrnehmbar—bis dahin vollzieht sich die nachembryonale Entwickelung in paralleler und analoger Weise: die jungen Aspidiotus-larven sind mit Fühlern, Beinen und Saugapparat versehen, und nur das Vorhandenseien kleiner imaginaler Scheiben bei den männlichen Larven und die rasch eintretende Degeneration des Oberschlund und Abdominalganglion der weiblichen Larven, geben uns die Möglichkeit das Geschlecht der eben aus der mütterlichen Vagina ausgeschlüpften Tieren zu unterscheiden. Nach der zweiten Häutung verlieren beide Geschlechter, der etwas abgeplateten und kugelrund gewordenen Cocciden-larven ihre Fühler und Beine. Nachdem diese Organe mit der Haut abgeworfen worden sind, schlägt die postembryonale Entwickelung der Männchen und Weibchen entgegengesetzte Richtungen ein: das Weibchen hat nur noch eine Vergrösserungsmauser und wird geschlechtsreif, indem es alle ihre larvale morphologische Merkmale (abgesehen derer, welche, wie oben erwähnt, am Anfange der Entwickelung eingebüsst worden sind) wie z. b. Körperform, Muskeln, larvale Augen, Saugapparat mit Darm und malpigischen Gefässen, Pygidium und larvale Fettzellen beibehält; das Männchen dagegen verliert unter hystolytischen Vorgängen

den Saugapparat, den Magen mit dem Darme und den malpigischen Gefässen, die larvalen Augen und das *Pygidium* gehen auch verloren. Nachdem zwei Puppenstadia vollbracht sind, kommt das Geschlechtsreife Männchen zum Vorscheine: zwar hat es nach dieser Metamorphose die larvalen Augen, den Mund (Saugapparat) und den Darm mit den Excretionorganen verloren, es ist aber mit grossen mehrgliederigen Fühlern, wieder mit Beinen, mit zwei Paaren riesiger Imaginalaugen, mit einem kräftigen muskulösen Thorax, mit Flügeln und segmentiertem Abdomen und einem morphologisch und physiologisch verschiedenen von weiblichen Fettkörper, versehen. Ein völlerer Dimorphismus wäre schwerlich denkbar, denn jedes morphologische Merkmal des einen Geschlechts ist bei dem anderen abwesend. (Tafel I—IV).

Das Männchen begattet dieses larvenförmige Weibchen, falls aber keine Männchen vorhanden sind, kann sich das Weibchen parthenogenetisch vermehren, was auch öfters geschieht.

Wir haben also eine im Tierreiche exclusive Erscheinung die als «Pedogamie» bezeichnet werden müsste, d. h. die Begattung eines früh noch als Larve geschlechtsreif gewordenen Weibchens mit einem Männchen, welches die ganze nachembryonale Entwickelung vollendet und welches keine arvale Charactere mehr besitzt.

Noch haben wir, bei derselben Species, eine Pedogenese (oder Pedoparthenogenese) eines epimorphen Insectenweibchens das Analog der Coccidomyiden Pedogenese ist, mit dem Unterschiede, dass die Zweiflüger (*Diptera*) echte holometabole Insecten sind.

Bisexuelle Kulturen von *Aspidiotus nerii* leben auf der Pflanze *Aucuba Japonica*; parthenogenetische oder unisexuell-weibliche Kulturen gedeihen am besten auf verschiedenen Palmenarten (*Latania*, *Chamaerops*, auch *Helix haedera*). Partenogenetische Weibchen sind äusserst klein und arm an Fettkärper, produzieren auch verhältnissmässig wenig Eier. Weibchen aus bisexuellen Kulturen sind viel grösser als die vorhergehende, haben einen grossen grünen Fettkörper, und geben in ihrer Nachkommenschaft bis 70% Männchen.

Указатель литературы.

1) Berlese. Le Coccinile italiane viventi sugli agrumi. Avelino, 1893—96. 2) Börner. Parametabolie und Neotonie bei den Cocciden. Zool. Anz. Bd. 35, P. 553—561. 3) Heymons. Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I. 1907. 4) Lindinger. Cocciden-Literatur. Zeit. Wiss. Insectenbiol. 1907. 5) Mark. Beirtäge zur Anat. u. Hyst. der Cocciden. Archiv. f. Microsk. Anat. Bd. 13. 1877. 6) Metschnikoff. Embryologische Studien an Insecten. Zeit. f. Wiss. Zool. Bd. XVI. 1866. 7) Mayet. La cochenille de vigne du Chile. Ann. Soc. Ent. d. France. 1896, p. 419. 8) Reh. Ueber die postembryonale Entwick. d. Schildläusen und Insectenmetamorphose. Allg. Zeit. f. Entom. Bd. 6. H. 19. 1906. 9) Schmidt. Metamorphose u. Anat. des männlichen Aspidiotus nerii. Archiv f. Naturgesch. Jahr. 51. Bd. I. 10) Witlaczil. Zur Morphologie u. Anat. der Cocciden. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 43.

Объяснения к таблицам.

Таблица I. Рисунок № 1. Молодая личинка самца Aspidiotus nerii на 6-ой день после прикрепления к растению.

1. Имагинальные диски будущих антенн и головы взрослого самца.
2. Сяжки.
3. Личиночные глаза.
4. Головной или надглоточный нервный ганглий.
5. Ретортовидные зачатки ротовых щетинок.
6. Клетки слюнных желез.
7. Функционирующие щетинки.
8. Желудок.
9. Брюшной ганглий.
10. Клетка жирового тела с ядрами и включениями.
11. Личиночные ноги.
12. Семенники.
13. Дорзовентральные мышечные тяжи.
14. Cerci на последних абдоминальных сегментах.

Таблица I. Рис. № 2. Личинка самца за несколько часов до 1-ой линьки.

1. Край сбрасываемой шкурки.
2. Сяжки.
3. Имагинальные головные диски.
4. Личиночные глаза на растянутых зрительных нервах.
5. Надглоточный нервный центр.
6. 1-ая пара лапок.
7. Хитиновый край сосательного аппарата.
8. Базальная часть спирально закрученных щетинок.
9. Слюнные клетки слюнных желез.
10. Край кутикулы 3-ей личинки самца.
11. Желудок.
12. Брюшной нервный ганглий.
13. Мышцы.

14. Кишечная трубка.
15. Семенники
16. Семепроводы.
17. Pygidium 3-ей личинки.
18. Pygidium 2-ой личинки.

Таблица I. Рис. №3. 3-я личинка самца или «личинка-куколка».

1. Имагинальные диски.
2. Глазной нерв, распадающийся из глаз.
3. Надглоточный ганглий.
4. Arcus ineriofr.
5. Мышцы сосат. аппарата.
6. Зачатки имагинальных ног (1-ой пары).
7. Распад клеток слюнных желез.
8. Яйцо паразита кокцид.
9. Имагинальные диски мышц груди.
10. Распад клеток желудка.
11. Брюшной нервный ганглий.
12. Зачатки крыльев
13. Зачатки 2-ой пары ног.
14. Семенники.
15. Лизис распавшихся мальпигиевых клеток.
16. Зачатки 3-ей пары ног.
17. Дорзовентральные мышцы.
18. Фагоциты около мальпигиевых клеток.
19. Семепроводы.
20. Pygidium с прядильными щеточками и т. д.

Таблица II. Рис. № 4. 1-ая нимфа или куколка самца.

1. Кутикула
2. Линзы и зачатки верхней пары сложных затылочных имагинальных глаз.
3. Антенны.
4. Пигментные зерна—остатки личиночных глаз (простых).
5. Головной мозг.
6. Остатки изменившихся мышц, входивших в состав ротового аппарата личинки.
7. Передняя пара ног.
8. Брюшной ганглий.
9 Остатки слюнных клеток из слюнных желез.
10. Мышцы груди.
11. Жировые капли (выпавшие после гистолиза из ядер желудочных клеток).
12. Зачатки крыльев.
13. Вторая пара ног.
14. Семенники.
15. Третья пара ног.
16. Клетки мальпигиевых сосудов (после гистолиза).
17. Семепроводы.
18. Абдоминальные мышцы.
19. Сегменты брюшка.
20. Cerci 1-ой нимфы самца.

Таблица II. Рис. № 5. 2-ая нимфа (куколка) самца.

1. Сяжки (видны сегменты).
2. Затылочные глаза.
3. Пигмент затылочных глаз.
4. Пигмент парных нижних глаз.
5. Головной мозг (бывший личиночным надглоточным центром).
6. Парные глазные линзы нижних глаз.
7. Передняя пара глаз.
8. Мышцы груди.
9. Брюшной нервный центр.
10. Крылья.
11. Жировые капли (сохранившиеся после полного исчезновения желудка).
12. Вторая пара ног.
13. Клетки жирового тела.
14. Семенники с сперматопластами.
15. Третья пара ног.
16. Семепроводы.
17. Охитиневшее продолжение семепроводов.

Таблица II. Рис. № 6. Взрослый половозрелый самец.

1. Сяжки.
2. Затылочные верхние глаза.
3. Нижние глаза с линзами.
4. Передняя пара ног.
5. Грудные мышцы.
6. Хитиновое утолщение на брюшке.
7. Жировое тело.
8. Семянники.
9. Крыло.
10. Копулятивный орган.

Таблица III. Рисунок № 7. 1-ая личинка самки.

1. Сяжки.
2. Личиночные глаза.
3. Надглоточный нервный ганглий.
4. Закладка ротовых щетинок, т. н. «ретортовидные тела».
5. Клетки слюнных желез.
6. Желудок.
7. 2-ая пара ноги.
8. Брюшной ганглий.
9. Яичники.
10. Дорзовентральные мышцы.
11. Pygidium (уже потерявший cer i).

Таблица III. Рис. № 8. 2-ая личинка самки.

1. Сяжки.
2. Глаза (на растянутых глазных нервах).
3. Надглоточный нервный ганглий (начало его редукции).
4. 1-ая пара личиночных ног.

5. Хитиновые части сложного сосательного аппарата.
6. 2-ая закладка ротовых щетинок.
7. Клетки слюнных желез.
8. Желудок.
9. Брюшной ганглий.
10. 2-ая пара ног.
11. Кишечник.
12. Мальпигиевы сосуды.
13. Яичники.
14. 3-ья пара ног.
15. Яйцеводы.
16. Pygidium.

Таблица IV. Рис. № 9. 3-я личинка самки.

1. Глазной нерв (растянут).
2. Головной мозг (полная атрофия).
3. Глаза с линзами.
4. Сосательный аппарат (3-ий).
5. 3-ья закладка ротовых щетинок (уже охитиневших незадолго до линьки).
6. Слюнные клетки.
7. Желудок.
8. Брюшной ганглий (дегенерирующий).
9. Кишечная трубка.
10. Яичники с яйцевыми и питающими клетками.
11. Мальпигиевы клетки.
12. Яйцеводы.
13. Влагалище.
14. Pygidium.

Таблица IV. Рис. № 10. Взрослая самка, или 4-ая личинка.

1. Яйцо с эмбрионом.
2. Глазной нерв.
3. Ротовый аппарат.
4. Глаз и глазная линза.
5. Имагинальные диски головы эмбриона-самца.
6. Желудок.
7. Слюнная железа с клетками.
8. Брюшной ганглий (значительно уменьшившийся благодаря дегенерации).
9. Ротовые щетинки.
10. Питающие клетки с ядрами.
12. Яйцевая клетка (окруженная одним рядом клеток).
12. Жировые клетки.
13. Распад питающих клеток.
14. Фагоциты.
15. Матка.
16. Влагалище.
17. Церопороиды восковых желез.
18. Pygidium (с хитиновыми прядильными зубчиками).



Рисунок № 1. Мо
самца Aspidiotus
после прикреплен

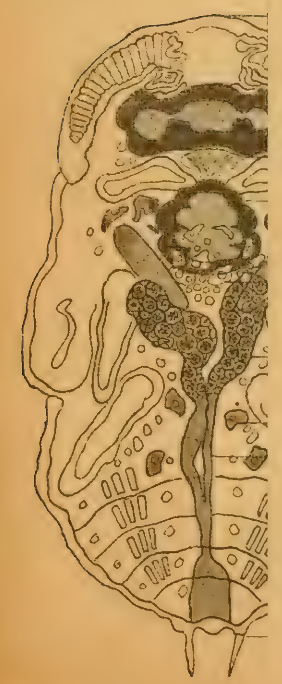


Рис. № 4. 1-ая нимфа

I-ая таблица. Развитие самца. Aspidiotus nerii.

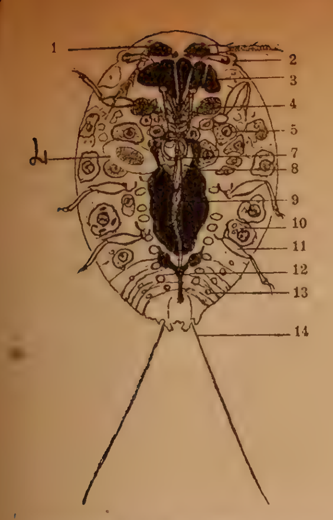


Рисунок № 1. Молодая личинка самца Aspidiotus nerii на 6 день после прикрепления к растению.

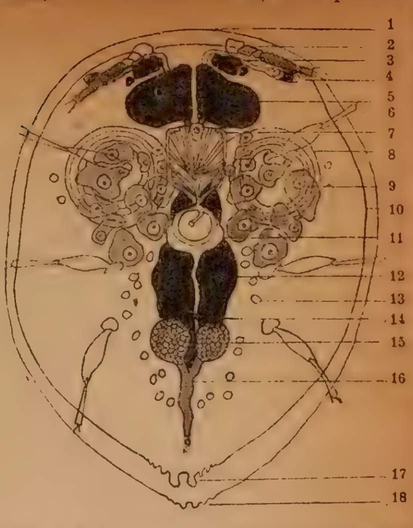


Рис. № 2. Личинка самца за несколько часов до 1-ой линьки.

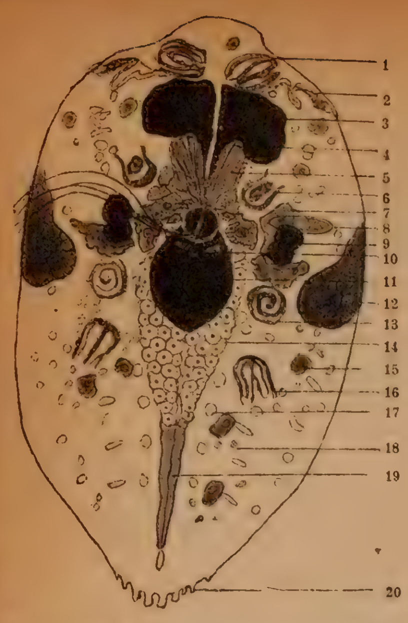


Рис. 3. 3-ья личинка самца или «личинка-куколка».

II-ая таблица. Развитие самца. Aspidiotus nerii.

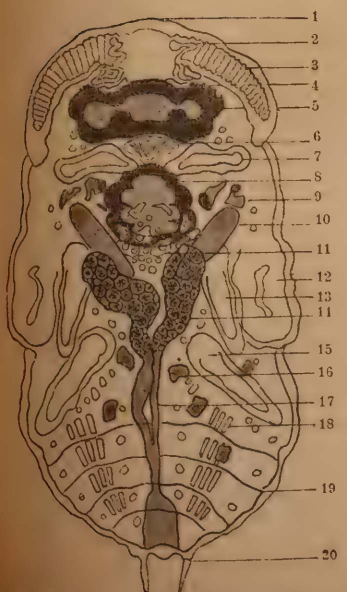


Рис. № 4. 1-ая нимфа или куколка самца.

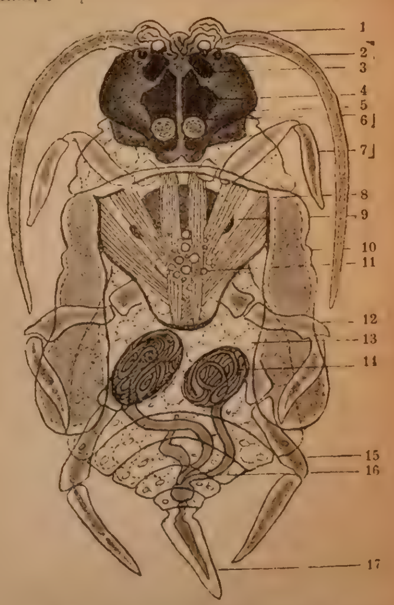


Рис. № 5. 2-я нимфа (куколка) самца.

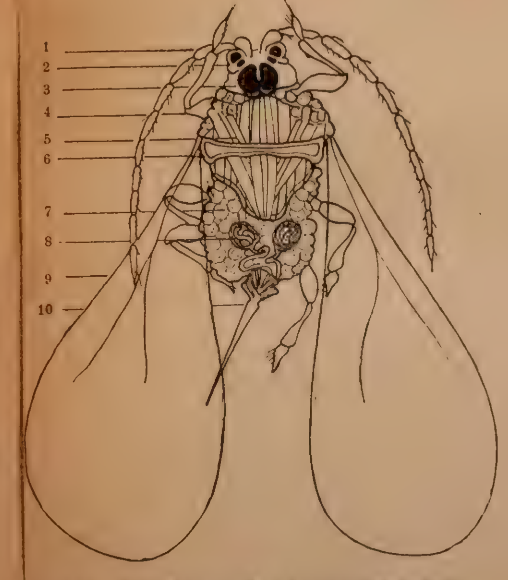


Рис. № 6. Взрослый половозрелый самец.

III-



Рис. № 7. 1-а

IV-



Рис. № 9. 3-я личи

III-ая таблица. Развитие самки. Aspidiotus nerii.

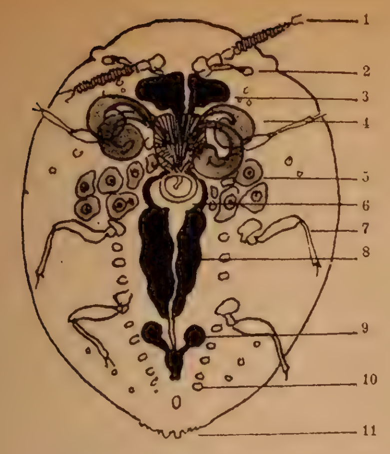


Рис. № 7. 1-ая личинка самки.

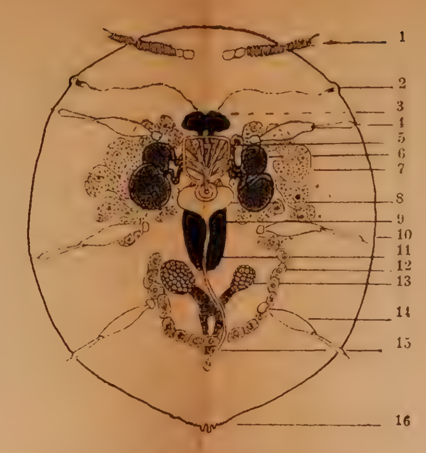


Рис. № 8. 2-ая личинка самки.

IV-ая таблица. Развитие самки. Aspidiotus nerii.

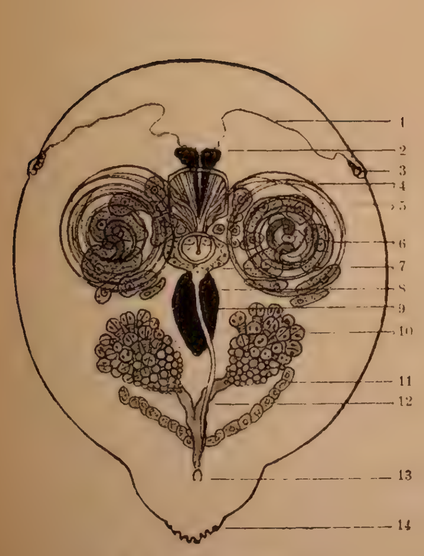


Рис. № 9. 3-я личинка самки.



Рис. № 10. Взрослая самка, или 4-ая личинка.

О характере изменчивости яичников муравьев.

К вопросу о происхождении полиморфизма общественных насекомых.

Ив. Ежиков.

(Из лаборатории Зоологического Музея 1-го Московского Государственного Университета.)

(С 22-я рисунками в тексте).

I.

Вопрос о происхождении рабочих у полиморфных общественных насекомых издавна привлекал к себе внимание. Тот факт, что особи, которых считали бесплодными, приобрели несмотря на это ряд существенных отличительных признаков, казался какой-то загадкой, парадоксом, над выяснением которого биологам-теоретикам стоило потрудиться. В настоящее время накопилось, однако, немало наблюдений, констатирующих, что рабочие (или солдаты) не только откладывают яйца, но и то, что последнее явление не представляет собой редкого исключения. В частности, относительно муравьев доказано, что из яиц, отложенных рабочими, могут развиться и рабочие (по H. Reichenbach, Comstock, Tanner) и плодные самки (Tanner, цитирую по Wheeler, 1903). Самая редукция яичников у рабочих муравьев не доходит до того предела, за которым следует потеря функции: хоть одна яйцевая трубочка остается в каждом яичнике и может функционировать [1]); это как будто указывает, что откладка яиц рабочими имеет важное биологическое значение. Признавая, что рабочие особи имеют возможность передавать свои свойства зародышевой плазме вида, мы должны видеть интерес изучаемых явлений уже в другом.

---

[1]) Мне известны, по литературным данным, лишь два вида муравьев, у которых яйцевые трубочки вовсе не были найдены у рабочих: Eciton Schmidti (M. Holliday) и Tetramorium caespitum (E. Bickford); нужно, однако, иметь в виду возможность неточного наблюдения.

Знакомясь с теориями, предложенными для объяснения происхождения рабочей стазы, с борьбою различных воззрений, мы встречаемся, в сущности, с теми же противоречиями, с которыми приходится иметь дело в теориях эволюционного процесса вообще. Это и понятно: происхождение рабочих у общественных насекомых есть частный случай и конкретный пример того процесса, который по традиции называют «происхождением видов».

Подобно тому, как генетики видят причину наследственных изменений в мутациях генов, а ламаркисты выдвигают прямое воздействие среды, так же и причину диференциации стаз одни авторы ищут во внутренних изменениях зародышевой плазмы, другие—в условиях онтогенетического развития и в унаследовании приобретенных особенностей в течение филогенеза. Не имея возможности сколько-нибудь подробно останавливаться на различных теориях, укажу лишь, что наиболее яркими выразителями двух вышеприведенных точек зрения были первые их представители: Aug. Weismann и H. Spencer; позднейшие теоретические построения C. Emery, P. Marchal'я, а также соображения Grassi и Sandias'a и Holmgren'a относительно влияния некоторых особых факторов на диференциацию стаз у термитов не вносят чего-либо принципиально нового и не создают своеобразных теорий, отличных от теорий Вейсмана и Спенсера.

H. Dewitz в 1878 году высказал гипотезу, что яйца, откладываемые самкой, неодинаковы: из одних могут получиться только самки, из других—всегда и при всяких условиях только рабочие (оставляя в стороне самцов). В настоящее время возможность этого допускает W. Wheeler (1913), указывая, что яйца от одной и той же самки часто значительно варьируют по величине и виду, и что яйца, отложенные рабочей особью, бывают иногда наполовину меньше отложенных самкой. Наблюдение, подобное последнему, приводит Bickford для Lasius fuliginosus. Bugnion сделал наблюдение, что среди только что вылупившихся из яиц личинок некоторых термитов можно безошибочно распознать будущих солдат; этот автор полагает, что и стаза рабочих определяется в яйце. Последнее вряд ли, однако, справедливо, так как не согласуется с тем фактом, что термиты могут изменять развитие личинок на рабочих и делать из них половых особей. Различие яиц муравьев по величине и виду может быть объяснено различным содержанием желтка; если же принять во внимание, что диференциация стаз у муравьев намечается уже у весьма молодых личинок, то условия питания эмбриона могут иметь

значение, но значение вряд ли бесповоротно решающее. Личинки Myrmica, долженствовавшие по своему общему виду и по тому времени года, в которое они взяты были из гнезда, дать самок, превратились у меня в условиях содержания в неволе и ненормального питания [1]) в рабочих. Janet наблюдал появление исключительно рабочих в колонии Lasius alienus при кормлении одним лишь медом; то же имело место у Lubbock. Если и допустить в некоторых случаях существование неодинаковых яиц, то это вносит мало нового в теоретические рассуждения о причинах полиморфизма; гипотеза Вейсмана о сосуществовании в яйце особых зачатков, способных развиться—одни в организм самки, другие в организм рабочей, мало отличается от только что изложенной.

Как бы то ни было, вопрос о происхождении рабочей стазы полиморфных общественных насекомых сводится к выяснению того, в какой мере различия между самкой и рабочей особью создаются условиями онтогенетического развития, какие различия наследственны и как могли возникнуть наследственные особенности рабочих в течение филогенетической истории. Мои наблюдения над изменчивостью яичников муравьев могут, мне кажется, послужить некоторым материалом для выяснения этих вопросов, тем более, что различие в устройстве половой системы у самки и рабочей является основным проявлением полиморфизма.

Изменчивость яичников у муравьев слагается из двух явлений: 1) поскольку мы имеем сведения, яичники рабочих обнаруживают в виде правила меньшее количество яйцевых трубочек по сравнению с яичниками самок того же вида; 2) число трубочек может варьировать и в пределах стазы рабочих одного и того же вида у разных особей.

Чтобы разобраться в первом проявлении изменчивости, естественно было обратиться к изучению постэмбрионального развития яичников. Мною были исследованы в этом отношении наиболее обычные в Средней России виды муравьев, относящиеся к родам Myrmica, Lasius, Formica и Camponotus. Работа эта встретила некоторые затруднения. Не говоря уже о том, что зачатки яичников у муравьев никем раньше не были описаны или зарисованы, оказалось, что анатомическая диференцировка яичников приходится на ранние личиночные стадии. Между тем определить будущую стазу такой молодой личинки довольно трудно. Однако форма тела личинки,

[1]) Ухаживавшие за ними рабочие кормились только медом.

время года, в которое она была взята из гнезда, и самое строение зачатка яичника помогли мне со временем научиться разбирать, какая стаза имеется в том или ином случае. У более взрослых личинок на самку их величина и присутствие просвечивающих под хитином крыловых зачатков позволяют определить стазу уже с полной несомненностью.

Останавливаюсь сперва на постэмбриональном развитии яичников у Myrmica. Исследованию подвергались M. ruginodis, M. laevinodis, а главным образом смешанные формы между ними. У самок M. ruginodis, по Léspés, 8 яйцевых трубочек в каждом яичнике; у M. laevinodis, по сводке Bickford,—по 12. Я находил те же числа— от 8 до 12. У рабочих обоих видов лишь по одной яйцевой трубочке в каждом яичнике. У наиболее крупных из тех, в общем еще очень мелких, личинок, не достигающих величины взрослой личинки на рабочую, которых можно найти в гнезде одного из названных видов ранней весной, когда муравьи еще вялы и не вполне очнулись от зимнего оцепенения,—у личинок, развивающихся в данном случае, хотя и не бесповоротно, на самку,—зачаток яичника расположен в 5-ом абдоминальном сегменте, ближе к спинной стороне тела, справа и слева от кишечника, и занимает почти вертикальное положение, перпендикулярное к продольной оси тела [1]). Он имеет веретенообразную форму (рис. 1), одет оболочкой и состоит из следующих частей: 1) средняя часть, в которой сначала различима лишь масса пузыревидных ядер, содержащих немногочисленные зернышки, а позднее становятся ясно различимы и границы клеток—«зародышевая часть» [2]); 2) вентральный, а позднее задний конец зачатка постепенно суживается в нить и обнаруживает иное гистологическое строение (более мелкие и удлиненные ядра)—«выводная часть», не получившая еще просвета, и 3) дистальный, дорсально расположенный конец зачатка, состоящий из пучка коротких отростков, сближенных основаниями, сидящими на дистальном суживающемся конце зародышевой части, и расходящихся пальцеобразно в стороны верхними свободными концами в пространстве, образованном оболочкой всего зачатка и выполненном соединительной тканью; я назову эту часть, основываясь, как и в предыдущем случае, на ее дальнейшей судьбе, «зачатками концевых нитей».

---

[1]) Позднее зачаток принимает более наклонное положение, наклоняясь дистальным концом вперед и к середине, в направлении к сердцу.

[2]) Этот термин заимствую из работы A. D. Jmms.

В течение всей жизни личинки зачаток увеличивается в длину лишь незначительно, становясь толще в 2—3 раза, но анатомическая диференцировка в то же время идет быстро, и у выросшей вполне личинки, еще не выбросившей meconium перед переходом в куколку, все яйцевые трубочки уже налицо. Эта диференцировка происходит следующим образом (рис. 2 и 3). Дистальный конец зародышевой части начинает утолщаться, вместе с ним становятся крупнее и зачатки концевых нитей, так что зачаток органа в целом кажется как бы распухшим в верхней своей части; одновременно промежутки между зачатками концевых нитей углубляются как бы врастают в зародышевую часть в виде щелей по мере ее утол-

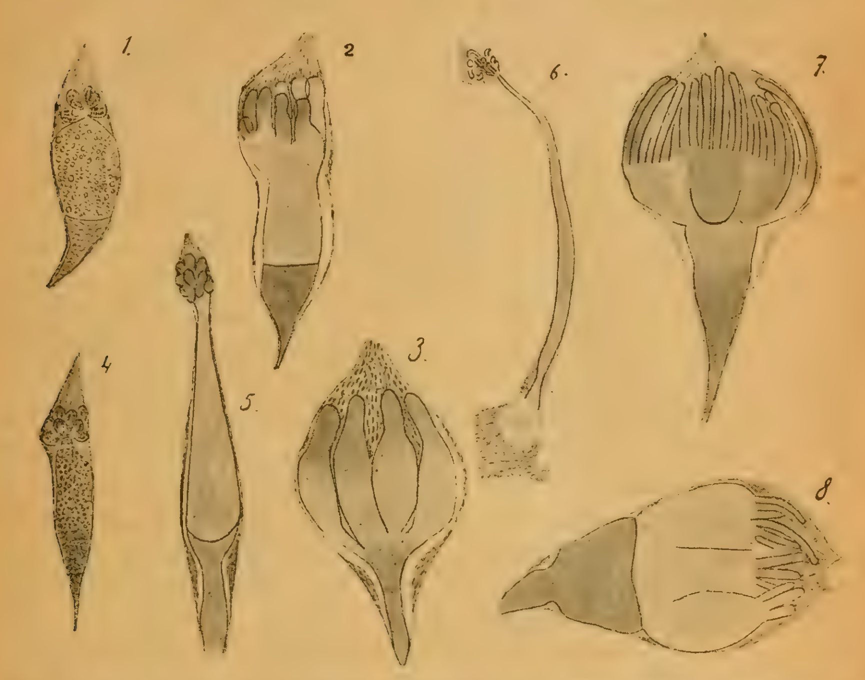


Рис. 1. Myrmica lacvinodo-ruginodis, зачаток яичника молодой личинки на самку. Рис. 2. M. Scabrinodis, то же, более взрослая личинка. Рис. 3. M. lacvinodo-ruginodis, то же, вполне взрослая личинка. Рис. 4. M. lacvinodo-ruginodis, зачаток яичника молодой личинки на рабочую. Рис. 5. M. ruginodo-lacvinodis, то же, вполне взрослая личинка. Рис. 6. (уменьшен по сравн. с остальными), то же, куколка рабочей, еще белая. Рис. 7. Lasius nider, зачаток яичника личинки на самку, еще не достигшей полного роста. Рис. 8. Formica fusca fusca. Зачаток яичника личинки на самку, не вполне выросшей.

щения, и делят, в конце концов, всю ее массу на группу яйцевых трубочек. Это разделение происходит не с совершенно одинаковой скоростью, и одни яйцевые трубочки обособляются несколько ранее других. Самую, если можно так выразиться, технику разделения на препаратах трудно уяснить: или происходит активное разделение зародышевой части в процессе ее роста, или пассивное, путем врастания соединительной ткани в промежутки между зачатками концевых нитей, или, наконец, одно сопутствует другому [1]). Однако активное разделение кажется мне наиболее допустимым и понятным принципиально.

Зачатки яичников молодых личинок на рабочих (рис. 4) мало отличаются от зачатков самки сответствующей стадии; имея такую же, приблизительно, длину, они лишь несколько тоньше, уже последних. На дистальном конце точно так же имеется пучек зачатков концевых нитей, число которых, повидимому, то же, что и у самки данного вида [2]). Дальнейшее развитие отличается весьма существенно: оно сводится к росту всего зачатка в длину и превращению его целиком в одну лишь яйцевую трубочку (рис. 5 и 6). При этом дистальный конец зародышевой части не только не становится толще, как в случае развития на самку, но, наоборот, сильно суживается и вытягивается, отодвигая пучек зачатков концевых нитей далеко на конец органа; этот концевой пучек присутствует еще у белой куколки, яичники которой в остальном разве лишь гистологически отличаются от имагинальных; у imago зачатков концевых нитей уже не остается. Интересно отметить еще одно обстоятельство: яйцевая трубочка рабочей Myrmica не гомологична яйцевой трубочке яичника самки: в то время как у самки каждая трубочка возникает в результате разделения яичника, у рабочей особи она представляет собой весь орган [3]). Мы видим здесь у рабочих упрощенное развитие яичников, свойственное рудиментарным органам. Некоторые авторы (M. Holliday) не считают яичники рабочих за рудиментар-

---

[1]) На роль соединительной ткани при диференциации яйцевых трубочек как будто указывают описания, данные K. Zick (L e p i d o p t e r a) и Scurat (H y m e n o p t e r a, B r a c o n i d a e).

[2]) Установить это число с точностью оказалось затруднительно: на тотальном препарате зачатка сосчитать их не удается, т. к. они загораживают друг друга, а на срезе они не улавливаются вследствие своего неправильного положения и изогнутой формы.

[3]) Строго говоря, яйцевую трубочку рабочей особи следовало бы обозначать другим названием.

ные органы на том основании, что откладка яиц возможна; но нужно признать, что способность к функционированию у рабочих сильно ограничена малым количеством яйцевых трубочек.

Развитие яичников у Lasius niger мало отличается от вышеописанного. Рабочие у этого вида также имеют лишь по одной яйцевой трубочке с каждой стороны; у самки, по Bickford, в каждом яичнике имеется 30—40 трубочек. В связи с этим зачаток яичника обнаруживает гораздо большее число зачатков концевых нитей, чем у Myrmica. Другое отличие состоит в том, что зачатки яичников самок, утолщаясь в своей зародышевой части перед распадением на яйцевые трубочки, разделяются одновременно на немногие крупные доли (рис. 7). В зародышевой части появляются расположенные по длине органа щели и обособляют друг от друга крупные доли, каждая из которых несет на своем дистальном конце пучек зачатков концевых нитей; едва началось это разделение на доли, как каждая из долей, в свою очередь, начинает разделяться сверху вниз на группу яйцевых трубочек. Яичники вполне выросшей личинки на самку обнаруживают еще явственное расположение трубочек группами. Предварительное разделение зачатка на доли у Lasius не является принципиально новой чертой развития по сравнению с развитием у Myrmica: и там, как это было отмечено, разделение на трубочки происходит не вполне равномерно и намечается нечто в роде долей; если последние не резко заметны, то это объясняется лишь тем, что количество трубочек там вообще очен невелико. Самое разделение долей на трубочки у Lasius осуществляется, повидимому, несколько иначе: зачатки концевых нитей как бы врастают в зародышевую часть, удлиняясь и разделяя ее [1]).

Весьма походит на только что описанное развитие яичников у Formica fusca; рабочие этого вида также имеют по одной яйцевой трубочке с каждой стороны, а при развитии на самку также появляются доли (рис. 8). Такие же доли наблюдаются у ♀ Camponotus herculeanus (рис. 9); разделение долей на трубочки у этого вида, а также у ♀ F. fusca происходит путем разрастания зачатков концевых нитей за счет зародышевой части.

---

[1]) Такова же, повидимому, техника закладки яйцевых трубочек у Tenebrio (Coleoptera), по Th. Saling: здесь яйцевые трубочки, числом 12, закладываются еще в эмбрионе; они образуются благодаря деятельности мезодермических клеток концевых нитей; клетки эти расположены сначала «монетным столбиком» («geldrollenartig»), а позднее расходятся кольцеобразно и образуют просвет, выполняемый половыми клетками.

Развитие яичников у Formica rufa, F. pratensis и Camponotus интересно в том отношении, что рабочие этих видов в большинстве имеют более одной яйцевой трубочки с каждой стороны.

Так, рабочие Formica rufa имеют, по Bickford, от 4 до 10 трубочек в каждом яичнике, а по моим наблюдениям—от 2 до 6 (у самки указывается по 45 [1]) трубочек с каждой стороны); F. pratensis, по Léspés—от 3 до 6, по моим же данным—от 2 до 5; Camponotus herculeanus, по наблюдениям Adlerz и моим,—от 1 до 5. Опишу развитие яичников рабочей особи Formica rufa (рис. 10, 11, 12 и 13). Зачаток органа у молодой личинки имеет не веретенообразную, а скорее треугольную форму; главная масса его—зародышевая часть; одна из сторон треугольника покрыта причудливой формы отростками—зачатками концевых нитей, противоположный же угол занят выводной частью и вытянут в тяж—будущий яйцевод. Анатомическая диференцировка начинается с появления в зародышевой части продольных щелей, идущих от основания зачатков концевых нитей все глубже по направлению к проксимальному концу—выводной части; в то же время дистальные концы появляющихся таким образом долей заметно суживаются и вытягиваются. Весь зачаток оказывается тогда поделенным на немногие крупные доли, несущие на суживающемся дистальном конце по пучку зачатков концевых нитей и вполне похожие каждая в отдельности на весь зачаток яичника у молодой личинки Myrmica, Lasius, F. fusca или Camponotus или на описанные выше доли, имеющие временное существование в течение развития яичника самки. В дальнейшем каждая такая доля лишь вытягивается и превращается в одну яйцевую трубочку, так как ее распадения у личинки рабочей особи, в отличие от личинки на самку, не происходит. Количество заложенных таким образом долей определяет, следовательно, число яйцевых трубочек в имагинальном органе рабочей. Отмечу, что и в этом случае доли, остающиеся у рабочих неподеленными на трубочки, не гомологичны отдельным яйцевым трубочкам самки. У Apis mellifera, по исследованию Г. А. Кожевникова, дело обстоит иначе: яйцевые трубочки рабочей закладываются в полном числе, но потом бо́льшая часть их дегенерирует; здесь, следовательно, отдельная яйцевая трубочка рабочей гомологична соответственному образованию матки.

Перейду теперь ко второму проявлению анатомической изменчивости яичников муравьев, которое, как это было уже отмечено,

---

[1]) Такие указания не вполне то ны, так как число трубочек и у самок индивидуально измен иво.

заключается в том, что рабочие одного и того же вида обнаруживают различное количество яйцевых трубочек у разных особей. Это наблюдается, конечно, лишь в тех случаях, где имеется более одной трубочки в каждом яичнике, т.-е. из числа изученных мною видов у Formica rufa, F. pratensis и Camponotus herculeanus. Величина тела рабочих также колеблется у этих форм в довольно широких пределах. Так как величина тела может зависеть от условий питания ли-

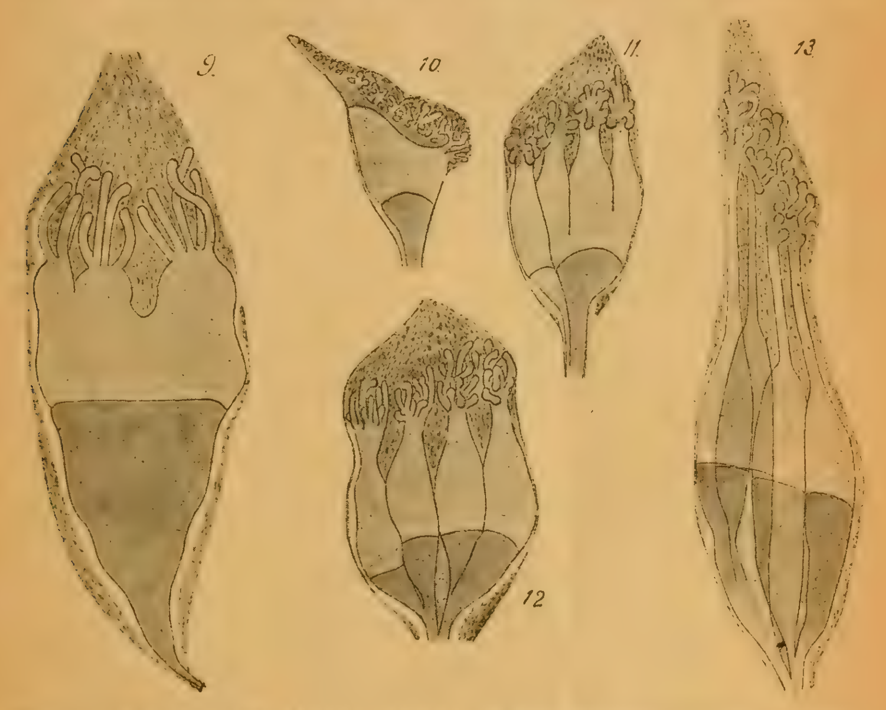


Рис. 9. Camponotus herculeanus, зачаток яичника личинки на самку, почти взрослой. Рис. 10. Formica rufa, зачаток яичника молодой личинки. Рис. 11. То же полукуколка в коконе, meconium еще не выброшен. Рис. 12. То же, meconium выброшен. Рис. 13. То же, еще более взрослая полукуколка.

чинки, так как кроме того условия личиночного питания влияют, как это мне удалось показать раньше, на закладку большего или меньшего количества трубочек в яичнике мух, представляется интересным выяснить, существует ли какая-либо связь между величиной тела и числом яйцевых трубочек у рабочих муравьев.

Литературные данные по этому вопросу крайне скудны. Так, Léspés указывает, что у крупных рабочих Formica congerens имеются

4—6 яйцевых трубочки с каждой стороны, а у мелких—3—5; у F. sanguinea крупных—4—6, мелких—3—4. Но у Polyergus rufescens, по тому же автору, число яйцевых трубочек варьирует от 3 до 8 без всякого отношения к легким колебаниям величины [1]).

Интересно отметить также то, что известно в этом отношении о различии между рабочими и так наз. солдатами: по Léspés, у солдат Formica pubescens [2])—2 яйцевых трубочки, у рабочих—1; по Holliday, у Camponotus marginatus var. соответственно—3—4 и 1, а у C. fumides var. festinatus—от 1 до 11 и от 1 до 2.

Нижеследующие полученные мною числа дают ответ на поставленный вопрос. Количества трубочек для правого и левого яичника одной и той же особи соединены чертой; первая пара чисел слева соответствует наиболее крупному рабочему, справа—наименьшему по величине, из числа взятых из одного и того же гнезда и в один прием. Остальные расположены постепенно по мере убывания величины тела слева направо.

Formica rufa.

6—6; 6—5; 6—5; 5—4; 5—4; 4—3; 4—4; 3—2; 2—2.

F. pratensis.

5—4; 4—3; 5—4; 5—4; 4—4; 4—4; 4—3; 5—4; 4—2; 2—2; 3—2; 3—3; 2—2; 3—2.

Camponotus herculeanus.

5—3; 4—2; 4—3; 4—2; 3—3; 3—2; 4—2; 2—2; 2—2; 2—1; 1—1; 1—1; 1—1.

Camponotus herculeanus.
(Гнездо меньшей величины.)

3—3; 2—2; 1—1; 2—1; 1—1; 1—1; 1—1; 1—1.

Хотя и нет полного совпадения, все же ясно, что с уменьшением величины тела количество яйцевых трубочек тоже убывает. Расположение особей по величине производилось как просто на глаз, так и более точно—измерением по препаратам некоторых частей тела (длины рукоятки усиков и задних голеней); однако последний прием не привел к исправлению приведенных рядов в смысле уста-

[1]) По Adlerz, у рабочих этого вида 3 яйцевых трубочки.

[2]) Camponotus vagus?

новления большего совпадения. Так как на величину тела может влиять различное питание в поздний личиночный период, когда яйцевые трубочки уже заложены, то полного совпадения трудно ожидать уже по одной этой причине.

Прежде чем перейти к истолкованию описанных явлений постэмбрионального развития яичников и их анатомической изменчивости в пределах стазы рабочих, коротко резюмирую изложенное:

1) Одним из проявлений анатомической изменчивости яичников у муравьев является наличность меньшего количества яйцевых трубочек у рабочих по сравнению с самками.

2) Это различие осуществляется в течение постэмбрионального периода развития рабочих или путем превращения всего зачатка яичника в одну яйцевую трубочку (Myrmica, Lasius, F. fusca, маленькие рабочие Camponotus herculeanus), или путем разделения зачатка лишь на немногие крупные доли, каждая из которых превращается в одну яйцевую трубочку (Formica rufa, F. pratensis, C. herculeanus). При развитии на самку в обоих случаях происходит разделение зачатка на доли, распадающиеся, кроме того, на яйцевые трубочки. Яйцевая трубочка рабочей особи не гомологична у муравьев соответственному образованию самки.

3) Другим проявлением изменчивости является присутствие различного числа яйцевых трубочек у разных особей в пределах стазы рабочих одного и того же вида.

4) Различие это возникает в онтогенезе путем закладки большего или меньшего числа долей, превращающихся каждая в одну яйцевую трубочку, и стоит в связи с величиной тела: чем мельче личинка, тем меньше у нее закладывается долей и тем меньшее количество яйцевых трубочек будет иметь происшедший из нее рабочий.

II.

Изложенные наблюдения над постэмбриональным развитием и анатомической изменчивостью яичников муравьев позволяют сделать некоторые выводы о характере и причинах двух отмеченных проявлений изменчивости: различия в количестве яйцевых трубочек 1) между рабочими и самками и 2) между рабочими различной величины. Эти выводы я постараюсь подкрепить некоторыми экспериментальными данными.

Прежде всего необходимо отметить, что так называемые «общества» полиморфных насекомых по своему происхождению суть

семьи. Население гнезда и по сие время в большинстве случаев имеет структуру семьи, слагаясь из самки-основательницы и ее потомства. Так именно обстоит дело у ос, шмелей и многих муравьев (у муравьев, имеющих малонаселенные гнезда—Myrmica, по Léspés, и у тех из имеющих многочисленное население, у которых колония основывается одиночной самкой). У термитов, у мелипон и Apis mellifera в гнезде одна лишь самка, но основание гнезда происходит в результате роения. Основание новых колоний одиночными самками у ос, шмелей и многих муравьев, парами половых особей у термитов также говорит за происхождение колоний из семей. Это происхождение в течение филогенеза наиболее вероятно представить себе, по Buttel-Reepen'у, так: самка-основательница стала доживать до перехода во взрослое состояние ее дочерей, последние же тотчас принимались за работу в материнском гнезде и уход за потомством.

Для выяснения происхождения рабочей стазы два явления, отмеченные P. Marchal'ем для ос, имеют, мне кажется, существенное значение. Я разумею: 1) функцию рабочих особей как кормилиц и 2) лучшее питание особей, развивающихся ближе к осени, когда число кормящих их рабочих становится велико; и, в частном случае, выяснения причин анатомической изменчивости яичников муравьев эти два фактора могут послужить ключем к разгадке двух проявлений изменчивости.

Самки муравьев имеют тотчас после перехода в имагинальное состояние яичники еще очень незрелые. Их яичникам предстоит длительный рост параллельно с гистологической диференцировкой, при чем эти процессы в высокой степени зависят от питания взрослой особи. Вскрывая рабочих, я многократно убеждался, что особи, обладающие сильно развитым жировым телом, имеют зрелые яйцевые трубочки; наоборот, со слабым развитием жирового тела связано почти полное отсутствие в яйцевых трубочках содержимого: они имеют вид каких-то пустых футляров, с трудом воспринимающих окраску. Что сильно развитое жировое тело не могло перейти из личинки—несомненно: это наблюдается совершенно независимо от величины тела—у наиболее мелких особей столь же часто, как и у самых крупных. Какая причина может мешать рабочим питаться так, как это было бы необходимо для созревания их яичников? Трудно видеть эту причину в чем-либо ином, кроме выкармливания беспомощных личинок. Если мы обратимся теперь к филогенетической истории, то в праве ли мы ожидать, что гистологическая и физиологическая атрофия большей части яйцевых трубочек вследствие функ-

ции рабочих особей как кормилиц отразилась на филогенетическом развитии? У Apis mellifera, по исследованиям Г. А. Кожевникова, куколка рабочей претерпевает регрессивный метаморфоз яичников, выражающийся в том, что бо́льшая часть уже имеющихся в это время налицо яйцевых трубочек дегенерирует; у муравьев, по изложенным выше наблюдениям, зачатки концевых нитей личинок на рабочих не разрастаются в тот момент, когда это происходит у самки, и зачаток яичника остается неподеленным на яйцевые трубочки. Напрашивается мысль, что атрофия из имагинального состояния передвинулась на постэмбриональное развитие; у Apis mellifera момент редукции приходится на то время, когда яйцевые трубочки уже заложены,—бо́льшая часть их дегенерирует; у изученных мною видов муравьев момент редукции передвинулся на более раннюю стадию,—он приходится у личинки, когда яйцевые трубочки еще не диференцировались, и вызывает уже более глубокие изменения—яйцевые трубочки вовсе не закладываются [1]). Словом, в дегенерации большей части яйцевых трубочек у Apis mellifera и в неразделении яичников на трубочки у муравьев можно видеть, мне кажется, явление вторичного филэмбриогенеза, применяя терминологию А. Н. Северцова. Конечно, это лишь толкование, более или менее вероятное, но оно едва ли более гипотетично, чем то выпадение яйцевых трубочек в течение филогенеза по одиночке, вследствие случайных изменений зародышевой плазмы и под контролем естественного отбора, о котором говорит Вейсман. В последнем случае нам пришлось бы признать, что потеря каждой яйцевой трубочки, вследствие случайного изменения зародышевой плазмы, имела решающее значение в вопросе «быть или не быть»; это тем менее вероятно, что речь идет о частях нефункционирующих, ненужных [2]).

На примере мясных мух мне удалось показать ранее, что количество трубочек в яичнике imago может колебаться в зависимости от условий питания в личиночном состоянии; может возникнуть вопрос, что и у муравьев различие в числе яйцевых трубочек между самками и рабочими создается каждый раз в онтогенезе заново,

---

[1]) Встречающееся у личинок на рабочих **Camponotus** и некоторых **Formica** разделение зачатка на доли ведет к образованию яйцевых трубочек, не гомологичных таковым самки.

[2]) Я позволяю себе высказать эти соображения, полагая, что принципы ламаркизма живы и в наше время, несмотря на расцвет генетики. Мне часто приходится обращаться к Вейсману, который много писал по теории полиморфизма и много сделал для выяснения этого явления.

а потому о наследственном характере этого проявления изменчивости вообще нельзя говорить. Я не буду приводить каких-либо косвенных доказательств наследственности этого явления, памятуя, что только опыт дает решающий ответ на вопрос, наследственен данный признак или нет.

Я упоминал уже выше об одном опыте с молодыми личинками Myrmica laevinodis ruginodis, которые должны были в естественной обстановке превратиться в самок, в условиях же опыта, при кормлении находившихся при них рабочих медом, дали рабочих. Таким образом, личинка на самку, яичник которой еще не поделен на яйцевые трубочки, при дальнейшем недостаточном питании просто превращается в рабочую. С другой стороны, у более взрослой личинки с имеющимися уже налицо яйцевыми трубочками едва ли можно ожидать получить изменение в количестве последних, если лишить личинку питания на оставшееся время. Отсюда вытекает, что единственно возможная постановка опыта такова: нужно поместить личинку в условия голодания в тот момент, когда зачатки яичников только что начинают распадаться на доли и трубочки. Если после этого яичники разовьются по типу самки, то это можно считать достаточно убедительным доказательством, что неразделение зачатка яичника на трубочки у личинки рабочей наследственно закреплено, и условия развития действуют лишь как стимул; если же получится промежуточный (в отношении количества трубочек) тип яичника, тогда придется сделать вывод, что условия питания личинки влияют как непосредственная причина на формирование органа.

Приведу результаты поставленных мною для выяснения этого вопроса опытов.

1) Личинки на самок Lasius niger, в количестве 25, были лишены питания в тот момент, когда зачатки яичников только что начали разделяться на доли: дистальный конец зародышевой части начал у них расширяться и расщепляться (рис. 14). Через месяц голодания остались в живых лишь две личинки; они оказались несколько меньше исходных по величине и с меньшим количеством жирового тела и крови. Исследование зачатков яичников у них показало, что вся зародышевая часть расширена и пронизана более многочисленными и глубже идущими щелями (рис. 15). Словом, развитие в направлении образования яичника самки продвинулось значительно вперед, несмотря на неблагоприятные условия; в данном случае остается, однако, место для сомнения, был ли бы снабжен яичник imago полным количеством трубочек.

2) Личинки на самок Formica rufibarbis имели в момент лишения питания расширенную зародышевую часть, разделенную щелями, некоторые из которых достигали выводной части; из зачатков концевых нитей немногие начали дистально удлиняться. После полуторанедельного голодания одна уцелевшая личинка, в состоянии перехода в куколку (явно карликовую), имела яичники, состоявшие из многочисленных трубочек.



Рис. 14. Зачаток яичника личинки на самку Lasius niger в начале опыта. Рис. 15. То же после опыта (голодания в течение месяца). Рис. 16 и 17. Зачатки яичников личинок на рабочих Formica pratensis, крупные личинки до опыта. Рис. 18 и 19. То же после опыта (периода голодания). Рис. 20. То же; две из трех будущих яйцевых трубочек двувершинны (в другом яичнике той же особи 5 трубочек). Рис. 21. То же, более мелкие личинки, до опыта. Рис. 22. Такие же личинки после опыта.

3) Зачатки яичников личинок на самок Camponotus herculeanus во время лишения питания личинок обнаруживали разделение дистального конца зародышевой части на доли; некоторые зачатки концевых нитей начали удлиняться. После голодания в течение месяца у одной куколки, не имевшей кокона и не вполне сбросившей личиночный покров, я насчитал в одном яичнике 53 в другом—57 яйцевых трубочек. (Укажу для сравнения, что у одной самки

того же вида, пойманной в той же местности, я нашел в яичнике 47 трубочек.)

То обстоятельство, что в природных условиях у тех видов, которые были мною изучены, не попадаются формы промежуточные по строению яичников между самкой и рабочей, также говорит за наследственный характер различия в строении яичников. В связи с этим интересно отметить, что в то время как величина тела колеблется у рабочих в весьма широких пределах, у самок эти колебания совершенно незначительны; карликовые самки—редкость. Среди большого количества куколок самок Myrmica laevinodis ruginodis, взятых однажды из одного гнезда, я обнаружил лишь одну, заметно меньшую по величине,—у нее оказалось по 11 трубочек в каждом яичнике. У двух куколок нормальной величины, взятых из того же сбора, я нашел 10—10 и 11—12 яйцевых трубочек.

Второе проявление анатомической изменчивости яичников у муравьев заключается в том, что рабочие одного и того же вида обнаруживают индивидуальные колебания количества яйцевых трубочек, конечно, лишь в тех случаях, где трубочек в каждом яичнике больше одной.

Выше было показано, что эти колебания стоят в тесной связи с величиной тела: чем крупнее особь, тем больше у ней трубочек в яичнике. Так как величина тела imago зависит от питания личинки, естественно рассматривать эту изменчивость внутри стазы рабочих тоже, как непосредственный результат условий питания в личиночном состоянии. Чем менее обильно питалась личинка, тем на меньшее количество долей разделились у нее зачатки яичников и тем меньше яйцевых трубочек получилось у взрослого насекомого. Подобное же явление было мною констатировано у мясных мух: там во время начала куколочного периода закладывается тем меньшее количество трубочек в яичниках, чем более недостаточным было питание личинки; здесь недостаточное питание ведет к образованию уменьшенного числа более крупных анатомических частей (которые я обозначаю названием «доли»), превращающихся каждая в одну яйцевую трубочку. Следует отметить, что эти явления анатомической изменчивости под влиянием среды разыгрываются на сходной почве: в обоих случаях яйцевые трубочки закладываются поздно в течение онтогенетического развития, и условия питания личинки могут благодаря этому отразиться на анатомической диференцировке органа.

Может возникнуть сомнение, не является ли изменчивость яичников внутри стазы рабочих наследственной, не зависящей непосред-

ственно от условий питания личинок. Однако связь с этими условиями слишком очевидна. Особенно интересны в этом отношении те виды муравьев, самки которых способны совершенно самостоятельно, без помощи рабочих своего или чужого вида, основать новую колонию (напр. самки Camponotus herculeanus). Одиночная самка выводит первых рабочих, которые получаются чрезвычайно малы; выведшиеся рабочие начинают помогать матери в уходе за дальнейшими личинками и последние превращаются уже в более крупных особей [1]; при этом первые рабочие обладают и наименьшим числом трубочек в яичниках, а у поздних и крупных и количество трубочек возрастает.

Таким образом, особое питание личинок на рабочих, отличное от питания личинок самок, не только играет роль стимула, решающего будущую судьбу личинки, в смысле определения ее стазы, но и служит непосредственной причиной, определяющей анатомическую диференцировку яичников в пределах стазы рабочих. И, быть может, из случайного стечения обстоятельств, из невозможности достаточного кормления одиночной самкой своего первого потомства и развился филогенетически особый способ выкармливания личинок на рабочих. Во всяком случае, неправ был Вейсман, полагая, что рабочие лишь потому пользуются, как стимулом для выведения себе подобных пищевым режимом, что этого рода воздействие наиболее для них доступно, осуществимо: мы видим, что этот стимул влияет и как прямая причина.

Представлялось интересным и то положение, что количество трубочек в яичниках рабочих изменяется под влиянием среды,— положение и без того возбуждающее мало сомнений—подвергнуть все-таки экспериментальной проверке. Задание было таково: взять личинки одного и того же возраста и притом достаточно молодые, у которых зачатки яичников еще не разделились на доли, распределить их в несколько групп, и затем питать эти группы различно, то более, то менее обильно; менее обильно питавшиеся личинки должны были бы дать рабочих с меньшим числом яйцевых трубочек. Однако кормление личинок в неволе, особенно выкармливание нормальное, обильное, настолько трудно осуществимо, что пришлось отказаться от такой постановки опытов. Приходилось просто брать из одного муравейника личинок на рабочих, распределять их по величине на две или более групп, и предоставлять им закукливаться

[1]) Совершенно подобные явления имеют место у ос и шмелей.

после периода полного голодания. В течение этого периода необходимыми условиями жизни личинок были следующие: предохранение от действия света, влажная атмосфера, отсутствие в помещении веществ, на которых может развиваться плесень (в этом отношении полезны слабые пары муравьиной кислоты), и присутствие при группе личинок одного рабочего, который перетаскивает личинки с места на место и переворачивает с одного бока на другой [1]). После того как питание личинок было прекращено, дальнейшее развитие протекало, следовательно, за счет накопленных ранее веществ, а так как личинки различных групп вступали в период голодания с различными количествами ранее приобретенных рессурсов, то количество долей в яичниках должно было закладываться различное. Чем бы не обусловливалась различная величина берущихся для опыта личинок—различным возрастом или различиями в предшествовавшем питании,—раз анатомическая диференцировка зачатков яичников еще не началась, опыт сохраняет свою доказательность.

Полученные результаты, вкратце, следующие:

1) Личинки Camponotus herculeanus (три опыта).

В первом опыте личинки были разделены на три группы. Первая группа—наиболее крупные из числа взятых из гнезда личинок—обнаружила после периода голодания разделение яичников на две трубочки; вторая группа личинок—несколько более мелких—развила то же количество трубочек; у личинок третьей группы—значительно меньших по величине по сравнению с предыдущими—было найдено полное неразделение зачатков и превращение в одну яйцевую трубочку. Во втором опыте, также заключавшем три группы личинок, наиболее крупные развили две или три яйцевые трубочки, средние и мелкие по одной. В третьем опыте первая группа обнаружила одну или две трубочки в каждом яичнике, вторая—одну; в этом опыте и первая группа состояла из сравнительно мелких личинок. Таким образом, недиференцированные зачатки яичников более мелких личинок превращались в одну, а более крупных—в две или три трубочки.

2) Личинки Formica pratensis (два опыта.)

Развитие яичников у личинок этого вида представляет, по сравнению с предыдущим видом, ту особенность, что разделение зачатка на доли начинается очень рано. Даже наиболее молодые

---

[1]) Я не описываю постановки опытов со всеми подробностями, но считаю нелишним упомянуть о самом существенном.

из бравшихся мною для опытов личинок обнаруживали наличность в зачатке органа продольно идущей щели (рис. 16 и 21), отделяющей первую долю зачатка от остальной массы и предопределяющей, таким образом, присутствие в дефинитивном органе minimum двух яйцевых трубочек. Опыт должен был решить, в каких условиях питания осуществляется последний случай и в каких зачатках (его остальная масса) претерпевает дальнейшее разделение.

В первом опыте крупные личинки обнаруживали до опыта начало разделения зачатков на две доли (рис. 16); после опыта оказалось налицо по 4 и 5 трубочек (рис. 17). Более мелкие личинки имели до опыта слабо намечающимися 2 и 3 доли, после опыта—3 трубочки.

Во втором опыте крупные исходные личинки имели заложенными 3 и 4 доли (рис. 18); после периода голодания—от 4 до 6 трубочек, с наиболее часто повторявшимся числом—5 (рис. 10). Лишь в одном случае у крупной личинки после опыта оказалось в одном из яичников только 3 яйцевых трубочки; этот случай весьма интересен тем, что две из этих трех трубочек были явственно двувершинными (рис. 20), а яичник другой стороны тела имел 5 трубочек. Весьма вероятно, что начавшееся разделение на 5 долей в одном из яичников не могло в условиях голодания дойти до конца; если это справедливо, то мы имеем здесь объяснение происхождения частичной изменчивости [1]) яичников рабочих муравьев. У исходных личинок второй группы, более мелких, зачатки находились в стадии самого начала разделения на 2 и 3 доли (рис. 21); после опыта это разделение зашло дальше, но дальнейшего расщепления не произошло и можно предвидеть 2—3 трубочки у imago (рис. 22).

Итак, в этих опытах над F. pratensis личинки крупных особей развивали за счет значительных запасов в теле большее количество яйцевых трубочек, чем было намечено долей, в то время как у мелких личинок число трубочек после опыта приблизительно соответствует количеству долей, уже имевшихся до голодания. Начавшееся разделение может остановиться, ограничиваясь самым дистальным концом зачатка: так получаются двувершинные зачаточные трубочки и так, вероятно, создается частичная изменчивость.

---

[1]) Неравенство правой и левой стороны.

Выводы, к которым приводит настоящая работа, можно формулировать наиболее кратко следующим образом: 1) различие по количеству яйцевых трубочек между самками и рабочими нужно признать наследственным; 2) колебания в числе трубочек у рабочих разной величины зависят от условий питания личинок, 3) оба фактора могут совместно обусловливать различие между самкой и рабочей, когда личинка рабочей, вследствие недостаточного питания, развивает неполное число долей; 4) происхождение редуцированных яичников рабочих в течение филогенетической истории наиболее естественно объяснимо как результат их нефункционирования.

В заключение отмечу, что приведенное толкование явлений изменчивости и диморфизма яичников у муравьев представляет собой лишь схему. Детализация этой схемы уже сейчас представляется мне возможной в двух направлениях. Во-первых, изменчивость количества яйцевых трубочек у самок одного и того же вида может зависеть от различного питания личинок; пределы этой изменчивости, вероятно, довольно узки, как и колебания самой величины тела. Макро и микрогины, из которых первые встречаются в больших колониях, а вторые появляются в искусственных гнездах (Wheeler), представят, быть может, подходящий материал для такого исследования. В случае положительного результата нужно будет признать, что различие между самкой и рабочей отчасти непосредственно создается в онтогенезе условиями развития не только рабочей особи (число долей), но и самки (число трубочек в узких пределах).

Во-вторых, то положение, что количество трубочек у разных рабочих одного и того же вида есть результат различного питания, имеет, вероятно, свои ограничения и исключения. Один из таких случаев представляется мне довольно вероятным. У Formica pratensis я не находил меньше двух яйцевых трубочек с каждой стороны, даже у самых мелких рабочих. Вместе с тем зачатки яичников у молодых личинок этого вида настолько широки, что им трудно вытянуться в одну трубочку, а кроме того и первые две доли появляются, как я уже упоминал, очень рано. Весьма вероятно, что эти особенности до известной степени выводят яичники данного вида из-под влияния среды, и даже при наиболее сильном голодании одна только трубочка из каждого яичника развиться не может.

Über den Character der Variabilität der Ameisen-Ovarien.

(Zur Frage über die Entstehung des Arbeiterstandes bei den socialen Insecten.)

J. Ezikov.

(Aus dem Zoologischen Museum der Moskauer Universität.)

(Mit 22 Abbildungen im Text).

Zusammenfassung.

I. Teil.

1) Die anatomische Variabilität der Ovarien bei den Ameisen äussert sich dadurch, dass die Arbeiterinnen, soweit dieses bekannt ist, als Regel weniger Eiröhren im Vergleich mit den Weibchen derselben Species besitzen.

2) Diese Verschiedenheit kommt im Laufe der postembryonalen Entwickelung der Arbeiterinnen, entweder, durch die Umwandlung der ganzen Ovarienanlage der Larve in eine einzige Eiröhre zustande (das geschieht bei den Arbeiterinnen von Myrmica, Lasius, Formica fusca, bei den kleinen Arbeiterinnen von Camponotus herculeanus, die alle im erwachsenen Zustande nur ein Eirohr auf jeder Seite haben; die Umwandlung der Anlage von Myrmica ist auf Fig. 4, 5, 6, im russischen Text dargestellt), oder durch die Teilung der Anlage nur in wenige, relativ grosse Abschnitte, von denen ein jeder in ein einziges Eirohr umgeformt wird. (Die Arbeiterinnenlarven von Formica rufa. F. pratensis, und die grossen Arbeiterinnen von Camponotus herculeanus, besitzten alle mehr als ein Eirohr auf jeder Seite. Fig. 10, 11, 12 und 13 des russischen Textes beziehen sich auf die Anlagen vgn der Arbeiterlarven von Formica rufa. Bei der Entwickelung des Weibchens zerfällt (in beiden Fällen) die Verteilung der Anlage in grosse Abschnitte, die aber ausserdem auch zugleich in Eiröhren geteilt werden. (Fig. 8.—Ovarialanlage des Weibchens von Formica fusca, Fig. 7.—L. niger, Fig. 9.—C. herculeanus; Fig. 1, 2, 3.—Die Entwicklung der Ovarialanlage des Weibchens von Myrmica— hier giebt es nur wenige Eiröhre (8—12) und die «Teile» treten nicht deutlich hervor.) (Auf der Fig. 1 ist der Bau der Anlage dargestellt: ich unterscheide den mittleren «Germinalteil», der sich unten in einen «Ausführungsteil» verengt und oben noch einen Bündel von «Endfadenanlagen» trägt).

So erscheinen die Eiröhren der Arbeiterin nicht Homolog den Eiröhren des Weibchens zu sein.

3) Die genannte Variabilität äussert sich noch dadurch, dass die Arbeiterinnen einer u. derselben Species, die an Grösse oft stark verschieden sind, auch eine verschiedene Quantität Eiröhren in ihren Ovarien haben.

4) Diese Mannigfaltigkeit der Eiröhrenzahl innerhalb des Arbeiterstandes wird wärend der Onthogenese dadurch bewirkt, dass in den Ovarien der Larven eine verschiedene Anzahl von Teilen angelegt wird die sich in Eiröhren verwandeln; nun steht diese letzte Variabilität im klaren Zusammenhange mit der Körpergrösse der Arbeiterinnen[1]): je kleiner die Larve ist, desto weniger Eiröhren wird die erwachsene Arbeiterin haben.

II Teil.

Die Ameisenovarien sind am Anfang des Imaginallebens noch weit vom Reifezustande. Die Bildung der reifen Eier hängt von der Ernährung der Ameise in der nachfolgenden Zeit ab. Die Fütterung der hilflosen Larven vorursacht bei den Arbeiterinnen einen kümmerlichen Nahrungszufuhr ab und verhindert die Ovarien der letzteren die normale Reife zu erreichen. Haben wir das Recht zu erwarten, dass die hystologische und physiologische Atrophie der meisten Eiröhren zufolge dieser Fütterungfunction auch auf die phylogenetische Entwickelung ihren Einfluss ausübt?

Bei Apis mellifera (nach den Untersuchungen von G. A. Koschewnikow, erleidet die Puppe der Arbeiterin eine regressive Metamorphose der Ovarien und der grösste Teil, der zu diesser Zeit schon vorhandenen Eiröhren, degeneriert; bei den Ameisen geschieht, nach meinen Beobachtungen, keine Wucherung der Endfadenanlagen der Larven zur Zeit, wo dieses bei dem Weibchen vorkommt, und die Anlage des Ovariums bleibt in die Eiröhren nicht verteilt. Ich meine, dass der neue Ovarialtypus, der Arbeitertypus, als ein progressives Merkmal, sich während der Entwickelung zu äussern anfängt; und dass die Atrophie aus dem Imaginalzustande der Vorfahren sich in die nachembryonale Entwickelung der Nachkommen

---

[1]) Die gefundenen Zahlen sind im russischen Text tabellenartig gegeben. Es waren die Arbeiterinnen von Formica rufa, F. pratensis und Camponotus herculeanus untersucht; links sind die Zahlen für die beiden Ovarien der grössten Arbeiterin des Nestes gegeben, rechts—der kleinsten, und mitten—der Zwischenformen.

versetzte. Bei Apis mellifera äussert sich die Reduction zur Zeit, wo die Eiröhren schon angelegt sind. Bei der, mir in dieser Hinsicht bekannten Ameisenarten, ist die Zeit der Reduction auf ein früheres Stadium versetzt—es handelt sich um die Larve, bei welcher die Eiröhren noch nicht differenziert sind; es können aber noch grössere Veränderungen entstehen: die Eiröhren werden gar nicht gebildet.

Auf solchem Wege scheint mir die phylogenetische Entstehung der Ovarien der Ameisenarbeiterinnen verständlich zu sein; es kann experimentel bestätigt werden, dass die Verschiedenheit im Bau der Weibchen und Arbeiterinnenovarien wirklich den erblichen Character zeigt, d. h. phylogenetisch sich ausgebildet hat, aber nicht immer von neuem unter dem Einflusse besonderer Bedingungen der Entwickelung der Arbeiterinnenlarven zustande kommt. Es gelang mir mit Hilfe der Experimente festzustellen, dass die jungen Weibchenlarven mit den Ovarienanlagen, die sich noch nicht in Teile und Eiröhren zu verteilen begonnen haben, unter dem Einflusse des Hungers sich einfach in Arbeiterinnen verwandeln; wenn die anatomische Differenzierung der Ovarien schon angefangen hat, dann entwickeln sich die Ovarien auch beim Hungern während der übrigen Zeit des Larvenlebens ganz normal nach dem Weibchentypus. Die Uebergangsformen der Ovarien zwischen dem Weibchen- und Arbeiterintypus, (mit der intermediären Eiröhrenanzahl), wurden von mir nicht erhalten, so wie sie auch in der freien Natur nicht zu finden sind. Es ist auch nicht uninteressant hinzüzufügen, dass die Körpergrösse der Weibchen im Freien sehr unbedeutend variiert, während die Dimensionsschwingungen bei den monomorphen Arbeiterinnen, immer gut ausgeprägt sind.

Jn dem I Teile dieser Arbeit zeigte ich, dass auch bei den Arbeiterinnen einer und derselben Species die Eiröhrenanzahl individuel variiert: je kleiner die Arbeiterin ist, desto weniger Ovarialröhren sind vorhanden, und umgekehrt. Die Körpergrösse hängt in hohem Grade von der Ernährung im Larvenzustande ab; derselbe Factor verursacht auch die Variabilität der Eiröhrenanzahl innerhalb der Arbeiterstandes. Bei den Ameisenarten, deren Weibchen ganz allein, ohne Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen oder anderer Species, neue Kolonie bilden (z. b. Camponotus herculeanus), haben die ersten Arbeiterinnen nicht nur die minimale Körpergrösse, sondern auch die minimale Eiröhrenanzahl, aber die späteren Arbeiterinnen, an derer Fütterung ihre ältere Geschwister

teilnehmen, werden grösser und bekommen auch eine grössere Anzahl Eiröhren.

Die von mir angestellten Experimente mit dem Hungern der Larven verschiedener grösse bestätigen auch hier die Richtigkeit einer solcher Erklärung. Bei kleineren Arbeiterinnenlarven von Camponotus herculeanus verwandelten sich die noch nicht differenzierten Ovarienanlagen beim Hungern in eine Eiröhr, bei grösseren — in zwei oder drei. Die grösseren Arbeiterinnenlarven von Formica pratensis entwickelten während der Hungerperiode, welcher sie künstlich ausgesetzt waren, eine grössere Zahl Eiröhren in ihren Ovarienanlagen, als die Zahl der vor dem Versuche bemerkten Teile. Bei den kleineren Larven entsprach die Eiröhrenanzahl nach dem Versuche der Zahl der Teile, die schon vor dem Experimente vorhanden waren. (Sieh die Figuren im russischen Text: Fig. 16—die Ovarialanlage einer für den Versuch genommenen jungen grossen Larve, Fig. 17 — id., — semipupa nach der Hungerperiode, Fig. 18 — grosse Larve vor dem versuche, Fig. 19—nach dem Versuche, Fig. 21—kleinere junge Larve vor dem Versuche, Fig. 22—nach dem Versuche.)

Wenn die Trennung der Teile (zukünftiger Eiröhren der Arbeiterinnen) zur Zeit des Nahrungsentzuges schon im Gange ist, so kann sie unter dem Einflusse des Hungers auch innehalten, sich nur auf das distale Ende der Anlage erstrecken; auf solche Weise entstehen temporär [1]) zweigipfelige Eiröhren (Fig. 20) und so kommt die Ungleichheit der Ovarialröhrenanzahl des rechten und linken Organs bei den Ameisen zustande.

Bei den Schmeissfliegenlarven habe ich früher festgestellt, dass die ungenügende Ernährung im Larvenstadium eine Verminderung der Eiröhrenanzahl mit sich zieht und dass diese Verminderung durch die Anlage bei der Puppe der reduzierten Quantität dieser Organteile zustande kommt. Das gilt also auch für Ameisenarbeiterinnen, mit dem Unterschiede, dass es sich hier um grössere anatomische Einheiten—«Teile»—handelt. In beiden Fällen werden die Eiröhren spät im Laufe der onthogenetischen Entwickelung angelegt und die Ernährungsbedingungen der Larve besitzen die Möglichkeit auf die anatomische Differenzierung der Organe ihren Einfluss auszuüben.

---

[1]) Später wird diese Zweigipfelkeit nicht mehr bemerkbar, da die distale zweigeteilte Spitze der Eiröhre sich in einen langen Faden umbildet.

Указатель литературы.

Bickford, E. Über Morphologie u. Physiologie der Ovarien der Ameisenarbeiterinnen. Zool. Jahrbücher, Sist. IX, 1895.

Bugnion, E. La différenciation des castes chez les termites. Bull. de la Soc. Entom. de Fr., 1913.

Buttel-Reepen. Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates etc. Biol. Centralbl., 23, 1903.

Dewitz, H. Beiträge zur postembryonalen Gliedmassenbildung bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30, Suppl., 1878.

Emery, C. Die Entstehung u. Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biol. Centralblatt, 14, 1894.

Emery, C. Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Zool. Jahrbücher, Suppl. VII, 1904.

Ежиков, Ив. Морфологическая изменчивость под прямым влиянием внешних условий. Русский Зоологический Журнал, 1922.

Janet, Ch. Observations sur les fourmis. Limoges 1904.

Holliday, M. A study of some ergatogynic ants. Zool. Jahrbücher, List. XIX, 1904.

Holmgreen, N. Termitenstudien. I. Upsala-Stockholm 1909.

Grassi, B. Sandias, A. The constitution and development of the society of termites. Quart. Journ. of. Micr. Science. Vol. 39, 1896, Vol. 40, 1898.

Imms, A. D. On the larval and pupal stages of Anopheles maculipennes Meigen. Parasitology, I, 1908.

Кожевников, Г. Материалы по ест. истории пчелы. Вып. второй. О полиморфизме у пчелы и у др. насекомых. Изв. О-ва Л. Е. А. и Э., Москва 1905.

Léspés, Ch. Observations sur les fourmis neutres. Ann. des sciences naturelles. IV Serie, Zoologie, XIX, 1863.

Marchal, P. La reproduction et l'evolution des gûepes sociales. Revue scientifique, IV, Serie VI, 1896.

Reichenbach, H. Über Parthenogenese bei Ameisen. Biol. Centralblatt, 22, 1902.

Saling, Th. Zur Kenntniss der Entwickelung der Keimdrüsen, von Tenebris molitor L. Zeitschr. für wissensch. Zool, 86, 1907.

Scurat. Observations sur les organes génitaux des Braconides. Ann. des sc. nat. Zoologie, VIII Ser., T. VIII.

Северцев, А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Москва 1912.

Spencer, H. A rejoinder to Prof. Weissmann. The Contemp. Review, 1893.

Weissmann, Aug. Äeussere Einflüsse als Entwickelungsreize. Jena 1894.

Wheeler, W. M. Ants. Columbia Univ. Biol. Series, IX, 1913.

» The Origin of Female and Worker Ants from the Eggs of Parthenog. Workers. Science, N. S. 18. 1903.

Zick, K. Beiträge zur Kenntnis der postembr. Entw.-gesch. der Genitalorg. bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 98, 1911.

О строении систематических категорий.

Е. С. Смирнов.

(Из Зоологического Музея 1-го Московского Государственного Университета.)

Приступая к рассмотрению и изучению какой-либо группы явлений, мы стремимся прежде всего к тому, чтобы расположить наши объекты в известном порядке, облегчающем их познание. Такая предварительная классификация преследует лишь узко-практическую цель и вместе с тем является весьма поверхностной, так как основывается на отдельных бросающихся в глаза признаках рассматриваемых объектов. Такие отдельные признаки не могут дать нам правильного, хотя бы более или менее точного, представления о действительных соотношениях, существующих в группе явлений, которые подлежат классификации.

Расположив наши объекты в некотором порядке, мы приступаем к детальному их изучению. Всестороннее знакомство с объектами дает нам достаточный материал для того, чтобы судить о степени их сходства и различия. Оно может служить прочным основанием для того, чтобы построить рациональную систему явлений, которая даст нам ясную картину действительных соотношений. Построение рациональной системы является следующим этапом в развитии классификации.

После этого перед классификатором встает новая задача, которая по своему характеру является синтетической, в противоположность предыдущей—аналитической.

Она заключается в том, чтобы установить те правила и законы, которые определяют взаимное расположение изучаемых явлений. Выражение этих закономерностей в виде математических формул—вот высшая цель, к которой стремится систематик.

Биологическая систематика, как и всякая классифицирующая наука, проходит в своем развитии указанные три стадии.

Первые классификаторы животных и растений, знакомые уже с очень большим количеством различных организмов, пытались внести хоть какой-нибудь порядок в этот хаос разнообразных форм, чтобы тем самым облегчить более детальное их изучение.

В качестве примера такой искусственной системы, которая лишь очень слабо учитывает сходство и различие, существующее между подлежащими классификации формами, может служить хотя бы линнеевская.

В нашу задачу не может входить исторический разбор прогрессивного развития систем различных групп животных и растений. Укажем только, что лишь в отдельных редких случаях, именно в таких систематических группах, которые небогаты формами и притом легко поддаются изучению, систематическое исследование перешло во вторую из трех указанных выше стадий развития.

Что же касается третьей стадии, которая является высшей задачей и венцом систематического исследования, то мы можем констатировать три попытки в этом направлении. Я имею в виду работы Гейнке (1), Вавилова (2) и Бахметьева (3).

Признавая огромное значение для систематики работы Гейнке и известный интерес второй работы, мы должны признать третью совершенно неудачной.

Окончательное укрепление эволюционизма, последовавшее в результате появления «Происхождения видов» Дарвина, оказало вредное, как нам кажется, влияние на нормальный ход развития систематики.—Но еще гораздо худшие последствия повлекло за собой общее признание монофилетической гипотезы Дарвина.

Вместо того, чтобы объективно и с наибольшей точностью исследовать сходственные соотношения между существующими органическими формами, вместо того, чтобы синтетическим путем устанавливать закономерности, определяющие эти соотношения, биологическая мысль направила все свои усилия на восстановление генезиса форм, на восстановление тех мнимых предков, которые будто бы дали начало существующим потомкам.

При этом был провозглашен лозунг: «систематика должна быть филогенетической»; это значило, что отныне биолог-систематик вместо объективного изучения должен был исследовать соотношения воображаемых предков, при чем ему рекомендовались и те методы, которые будто бы позволяют устанавливать родственные отношения.

По существу дела филогенетическая систематика является лишь итогом тех изысканий о генезисе форм, которыми занимаются морфологи-филогенисты.

Лишь эта систематика признается данной точкой зрения за научную. Но, согласившись с этим, очевидно, приходится признать, что существование на-ряду с филогенетической морфологией особой науки систематики является совершенно излишним, так как все содержание последней вполне исчерпывается первой.

Пионером в области филогенетической систематики явился сам Дарвин. В XIV-ой главе «Происхождения видов» он вполне определенно выражает ту мысль, что только наши сведения о филогенезе могут дать основание для научной систематики. Однако лишь Геккель применил на практике идею Дарвина и первый построил большое количество «родословных деревьев». В настоящее время можно считать общепризнанным, что эти построения лишены научного значения.

И в современной биологии почти всеми принят такой взгляд, что «научная» систематика должна опираться на филогенез. Согласно этому взгляду, идеал систематического исследования заключается в том, чтобы построить такое гигантское родословное древо, на котором нашли бы себе место не только виды, но и более мелкие таксономические единицы—подвиды и пр.

Из новых авторов Керстен (4) высказывает себя сторонником данного взгляда на взаимоотношение систематики и филогении.— Керстен полагает, что возможна лишь одна единственная система, которая представляет собою необходимый и закономерный результат действия естественных факторов.

Вполне соглашаясь с этим положением, мы не можем принять второго, именно, что фактором, который определяет существующие систематические группировки, является общее происхождение и взаимное кровное родство ныне живущих форм. На наш взгляд, уже a priori является не менее вероятным допущение, что совокупность условий жизни, существующих ныне и существовавших ранее, определяет состав и границы систематических категорий.

С этой точки зрения, сходство и различие можно рассматривать, как известные реакции организмов на сходные или несходные условия среды, в которой они жили или живут. Утверждение же, что одинаковые реакции на известные внешние условия могут явиться лишь у организмов, непосредственно связанных общим происхождением от некоторого предка, является совершенно

недоказанным и недоказуемым. Точно так же нельзя утверждать, что различия, существующие между некими формами, указывают на их различное происхождение, ибо, принимая во внимание способность органических форм к сильнейшим изменениям в измененных условиях существования, вполне естественно допущение, что систематические группы, связанные общим недавним происхождением от некоторого предка, в настоящий геологический момент являются совершенно различными по своей организации.

На это, пожалуй, возразят, что такие «отдельные случаи конвергенции вполне могут быть учтены при филогенетических построениях». С другой стороны, скажут мне, всегда можно отличить «приспособления», возникающие в результате воздействия условий среды, от «коренных признаков организации», только и имеющих филогенетическое значение.

В дальнейшем я отвечу на эти возможные возражения. Теперь же, резюмируя вышеизложенное, скажу только, что систематические группировки, установленные при классификации по сходству, вовсе не должны иметь значения филогенетических, так как сходство еще не указывает на кровное родство.

Но в случае отказа от филогенетического толкования систематических категорий не будет ли нам грозить опасность, что эти последние превратятся в случайные группировки сходных объектов, не имеющие более глубокого смысла и представляющие собою лишь продукт нашей потребности к классификации, как стремления упорядочить и облегчить познание внешнего мира?

Я считаю такую опасность несуществующей, ибо систематические категории, как соединения сходных организмов, обладают определенным строением и характеризуются объективными признаками, чем отличаются от произвольных соединений, имеющих чисто случайный и необязательный характер.

В настоящей работе я разберу несколько примеров систематических категорий и укажу характеризующие их черты строения.

II.

Для решения вопроса о том, что представляют собою систематические категории, я изучил в систематическом отношении семейство Syrphidae двукрылых насекомых. Это семейство очень богато представителями во всех зоогеографических областях, как умеренного, так и жаркого поясов.

По данным Kertész (5) к началу 1908 года было описано 2162 вида, распределяющихся между 123 родами.

Syrphidae встречаются в большом количестве и в средней России. Почти все они попадаются на цветущих растениях и сообщают своеобразный характер энтомофауне наших полей и лугов.

В систематике Syrphidae до сих пор принимались во внимание лишь признаки внешнего строения. Я старался восполнить этот пробел путем изучения анатомии. К сожалению, я был совершенно лишен возможности ознакомиться с анатомией родов, не встречающихся в палеарктике. Некоторые из наших родов, вследствие их редкости, тоже остались неизученными мною в отношении анатомии.

Признаки внутреннего строения вносят много нового в оценку систематических подразделений этого семейства, а также дают возможность решить многие спорные вопросы о взаимоотношениях родов.

Собрав все доступные мне сведения о родах сирфид, я приступил к их подробному рассмотрению и сравнению.

Если учесть взаимное сходство и различие родовых характеристик, все семейство можно разделить на несколько естественных групп, каждая из коих представляет собою скопление сходных родов. Таких групп в пределах семейства я насчитываю семь.

Назовем их по имени типичных родов: 1. Syrphus Fabr. 2. Volucella Geoffr. 3. Tubifera Mg. 4. Eumerus Mg. 5. Zelima Mg. 6. Milesia Latr. 7. Cerioides Rond.

Обычное деление сирфид на подсемейства далеко не совпадает с даваемой мною естественной группировкой. Так, например, Kertész, в своем каталоге двукрылых земного шара (5), три рода, обозначенные мною цифрами 4, 5 и 6, считает входящими в состав одного подсемейства Zeliminae. С другой стороны, рода Chrysotoxum Mg. и Microdon Mg. служат типичными представителями двух особых подсемейств.

Сходных с ним взглядов на систему сирфид держится Verrall (6).

Автор монографии северо-американских сирфид Williston (7) принимает совсем иную группировку родов, распределяя их по многочисленным трибам.

Bigot (8), принимая семь подразделений, совершенно иначе распределяет между ними рода Сирфид. Так, например, он заново образует особую группу Psaridae, помещая в нее разнообразные

рода моих группировок. Моя третья группа соответствует его Eristalidae + Helophilidae.

Своеобразную группировку родов дает Гиршнер (9).

Отказываясь пока от критики систем различных авторов, я привел несколько мнений для того только, чтобы показать,насколько они противоречат друг другу. Эти противоречия вызываются, на мой взгляд, чисто субъективной оценкой систематических категорий, ибо всякий автор держится своего мнения на бо́льшее или меньшее «значение» тех или иных признаков.

Я стремился вполне объективно учесть сходственные взаимоотношения родов и в результате получил названные выше семь группировок.

Первая группа Syrphidae состоит из большого числа родов, которые, по большей части, тесно связаны между собой.

Центральным родом здесь является Syrphus Fabr., ибо он тесно соприкасается со многими родами данной группы и притом так, что различные виды Syrphus приближаются к различным близким родам. Около Syrphus Fabr. группируются следующие рода: Ischyrosyrphus Big., Lasiopticus Rond., Melanostoma Schin., Melangyna Verr., Platychirus St.-Farg. и друг.

На-ряду с этими имеется несколько групп родов, более или менее значительно удаляющихся от Syrphus, как, например, Olbiosyrphus Mik., Xanthogramma Schin., Allograpta Os., Sphaerophoria St. Farg. и друг.

Другим примером может служить такая группа родов: Bacha Fabr., Rhinobacha Meig., Ocyptamus Mcq. и т. д. Довольно близки к роду Syrphus: Chilosia Mg., Pia Phil., Myiolepta Newm., Heringia Rond., Pipiza Fall. и др. Вокруг этой группы родов располагаются, в свою очередь, еще две группы: 1) Orthoneura Meg., Liogaster Rond., Chrysogaster Mg. и 2) Triglyphus Lw., Nausigaster Will., Daragus Latr., Argentinomyia Arrib.

Кроме названных, данное подсемейство заключает в себе еще целый ряд родов, которых мы здесь касаться не будем.

В состав следующего подсемейства, центральным родом которого является Volucella Geoffr., входит небольшое количество родов из числа известных мне.

К Volucella примыкают несколько очень близких родов: Copestylum Mcq., Megametopon G.-T., Phalacromyia Rond. Два очень близких между собой рода, Arctophila Schin. и Cinxia Mg., значительно удалены от центральной группы; точно так же Graptomyza Wied. и

Cyphipelta Big., Cinxia Mg. и Arctophila Sch. по некоторым признакам сильно похожи на один из родов первого подсемейства, именно, Paragus Latr. В свою очередь, рода Phalacromyia Rond. и Graptomyza Wied. обнаруживают сходство с другими родами первого подсемейства.

В третьем подсемействе — Eristalinae — мы встречаем два рода—Tubifera Mg. и Eristalis Latr., около которых группируются все остальные. Так, среди близких к Eristalis Latr. встречаем: Stenaspis, Megaspis Mcq., Palumbia Rond. и др. Из родов, более удаленных от Eristalis назовем: Lycastrirhyncha Big., по некоторым признакам весьма сходная с родом Rhingia Scop. из первого подсемейства, Meromacrus Rnd. и Promilesia Arrib.

Вокруг Tubifera Mg. группируются следующие рода: Asemosyrphus Big., Tigridomyia Big., Eumerosyrphus Big. и др. Mallota Mg. и Triodonta Will. удалены от Tubifera Mg. значительно более.

В небольшом четвертом подсемействе (Eumerinae) помещаются следующие рода: Lampetia Mg., Exmerodon Beck., Eumerus Mg., Megatrigon Johns., Microdon Mg.

Центральным родом подсемейства является Eumerus Mg. К нему близки Lampetia Mg., Exmerodon Beck. и Megatrigon Jhns. Несколько далее отстоит род Microdon Mg.

Megatrigon Johns. обнаруживает по некоторым признакам довольно большое сходство с Orthoneura Mcq. 1-го подсемейства. С другой стороны, Microdon Mg. следует сблизить с некоторыми родами 3-го подсемейства. Последнее относится и к Mallota Mg.

Пятое подсемейство (Zeliminae) характеризуется наличностью двух центральных родов—Zelima Mg. и Penthesilea Mg. Рода Sterphus Phil., Acrochordonodes Big., Brachypalpus Macq. и Temnostoma St. Farg. образуют цепь близких к Zelima форм. Далее отстоят, с одной стороны, Syritta St.-Frg. и Ortholophus Big., с другой—Calliprobola Rond.

Вокруг Penthesilea Mg. располагаются следующие рода: из более близких Pocota St.-Farg., Crioprora O.-S. и Cynorhina Will. Следующие три рода—Tropidia Mg., Merapioides Big. и Sphecomyia Ltr.—уже значительно более удалены от Penthesilea Mg.

Рассматривая взаимоотношения данного подсемейства с другими, можно отметить несколько родов, которые так или иначе приближаются к описанным выше подсемействам. Примерами могут служить: Syritta St.-Frg. Tropidia Mg., Merapioides Big., Sphecomyia Latr. и Calliprobola Rond.

К шестому подсемейству (Milesinae) относятся лишь два из известных мне родов—Spilomyia Mg. и Milesia Latr. Эти рода обнаруживают некоторую связь с пятым и третьим подсемейством.

Наконец, седьмое подсемейство (Cerioidinae) представлено одним только родом Cerioides Rond.

Обильный фактический материал, характеризующий взаимоотношения родов Syrphidae, может служить достаточным основанием для суждения о том, что представляет собою систематическая категория.

Выше было сказано, что, распределяя роды сирфид по группам на основании существующего между ними сходства, можно получить несколько скоплений близких родов, совокупность которых составит семейство.

Такого рода скопления я предлагаю называть «конгрегациями». Это понятие определяется следующим образом: каждые два члена одной конгрегации более сходны между собой, чем какие-угодно два, принадлежащие этой и какой-либо иной конгрегации. Если мы таким образом определим конгрегацию, то в семействе Syrphidae, разложенном на семь конгрегаций, останется ряд родов, которые не найдут себе места ни в одной из семи.

Эти рода представляют собою как бы промежуточные формы, связывающие ту или иную пару конгрегаций.

Так, например, 4-ая и 5-ая конгрегации (соотв. подсемейства) связаны родом Syritta St.-Farg.; рода Tropidia Mg. и Triodonta Will. сближают 4-ую и 3-ю конгрегации; Merapioides Big. служит связывающим звеном между 4-ой и 1-ой конгрегациями; наконец, Sphecomyia Latr.—переходная форма, соединяющая 4-ую конгрегацию с 6-ой.

Названные рода—Syritta St.-Farg., Tropidia Mg., Triodonta Will., Merapioides Big. и Sphecomyia Latr. могут служить примерами переходных форм. Вообще говоря, переходные формы характеризуются тем, что они не могут быть отнесены ни к одной конгрегации, ибо соединяют в себе признаки различных.

Таким образом, семейство состоит из ряда конгрегаций и переходных между ними форм.

Далее возникает вопрос о строении самой конгрегации.

Рассматривая в качестве примера 2-ую конгрегацию, мы находим, что в центре ее находится группа из четырех родов, очень близких между собой. Остальные рода связаны с ними более или менее тесно.

Так, Cyphipelta Big. и Phalacromyia Rond. ближе к ним, чем Graptomyza Wied., а этот последний род ближе, чем Cinxia Mg. и Arctophila Schin.

Интересно отметить, что различные рода данной конгрегации сближаются с различными родами 1-ой, при чем степень близости неодинакова; так, например, Phalacromyia Rond., имея признаки сходства с Hammerschmidtia Schumm., все же явно принадлежит 2-ой конгрегации. Также род Graptomyza Wied., обнаруживающий близость к Orthoneura Mcq. из 1-ой конгрегации, остается тем не менее в пределах 2-ой.

Напротив, рода Cinxia Mg. и Arctophila Schin. являются настоящими переходными формами между обеими конгрегациями.

Обратимся далее к 3-ей конгрегации. Здесь мы встречаем два центральных рода и соответственно две группы близких родов. Однако оба центральных рода, Eristalis Latr. и Tubifera Mg., настолько близки друг к другу, что не могут быть помещены в две особые конгрегации.

Рассматривая рода, группирующиеся вокруг Eristalis Latr., мы находим на-ряду с такими близкими к Eristalis. как Stenaspis Mcq., Megaspis Mcq. и проч., также и более удаленные, как Solenaspis O.-S. или Meromacrus Rond.

Род Lycastrirhyncha Big. обнаруживает близость в некоторых признаках к Rhingia Scop. из 1-ой конгрегации, однако по большинству признаков все же остается в 3-ей конгрегации. Tropidia Mg. представляет собою переход к 5-ой конгрегации.

Mallota Mg., приближаясь по некоторым признакам к Lampetia Mg. из 4-ой конгрегации, все же принадлежит к 3-ей.

Что же касается рода Promilesia Arrib., то он является формой, переходной между 3-ей и 6-ой конгрегацией.

В 5-ой конгрегации мы снова встречаем два центра скопления, именно—рода Zelima Mg. и Penthesilea Mg. На-ряду с таким близким к Zelima родом, как Sterphus Phil., здесь имеются и более далекие, как Acrochordonodes Big., Temnostoma St.-Farg., Brachypalpus Mcq. При этом нужно отметить, что рода эти удалены от Zelima Mg. в различных направлениях.

Calliprobola Rond. еще более далек от Zelima Mg.; наконец, Syritta St.-Farg. и Ortholophus Big. представляют собою настоящие переходные формы между данной конгрегацией и 4-ой.

Вокруг Penthesilea Mg. мы точно так же встречаем близкие рода, как Crioprora O.-S. и Pocota St.-Farg.; более далек род Cynorhina

Will., а рода Tropidia Mg., Merapioides Big. и Sphecomyia Latr. являются переходными формами, связывающими данную конгрегацию соответственно с 3-ей, 1-ой и 6-ой.

Четвертая конгрегация небогата количеством родов.

Род Megatrigon Johns является переходной формой между данной конгрегацией и 1-ой.

Lampetia Mg., хоть и обнаруживает черты сходства с Mallota Mg., все же остается в пределах данной конгрегации. Аналогичным же образом Microdon Meig. сближается с Myiatropa Rond. из 3-ей конгрегации, а Syritta St.-Frg. является переходом к 5-ой.

Наибольшим количеством родов обладает 1-ая конгрегация. Здесь мы встречаем две центральные группы родов: во-первых, рода, близкие Syrphus Fbr., во-вторых, рода, сгруппированные около Chilosia Meig.

В первой группе находятся столь близкие между собою рода, что некоторыми авторами (10) считаются лишь за подроды Syrphus, напр., Platychirus Mg., Melangyna Verr., Melanostoma Schin.

К центральной группе прилегают многие другие, например:

1) группа—Sphaërophoria St.-Farg.

2) группа Bacha Fabr.

3) группа Didea Mcq.

4) род Chrysotoxum Mg. и проч.

Ко второй центральной группе примыкают:

1) группа Chrysogaster Mg.

2) группа Nausigaster Will. и проч.

Отношения 1-ой конгрегации к прочим были указаны при рассмотрении последних.

Шестая конгрегация собственно не может быть названа таковой, так как в составе ее всего лишь два рода. Однако и здесь мы можем указать на связь с другими конгрегациями, именно—с 5-ой через рода Sphecomyia Ltr. и Calliprobola Rond. (при чем первый из них является переходной формой между обеими конгрегациями), а также и с 3-ей—посредством переходного рода Promilesia Arrib.

Cerioides Rond., не образуя особой конгрегации как скопления, все же связан, хотя и слабо, с родами различных конгрегаций.

Подводя итоги сказанному о составе различных конгрегаций, мы приходим к следующему выводу.

При достаточно большом количестве членов конгрегации одна или более групп близких родов составляют «центр конгрегации». К таким центральным скоплениям примыкают в различных направле-

ниях рода различной степени близости; они, в свою очередь, могут образовать особые скопления—конгрегации второго порядка (пример—1-ая конгрегация).

Признаки периферических родов определяются, главным образом, характером прочих конгрегаций, входящих в данное семейство. Это значит, что они обнаруживают большее или меньшее сходство с различными родами остальных конгрегаций. Сходство это может быть выражено очень различно. В то время как некоторые из родов лишь в немногих отдельных признаках сходны с родами прочих конгрегаций, существуют и такие, которые в равной степени принадлежат одновременно двум конгрегациям. Их-то мы и назвали «переходными формами». Те же рода, которые лишь до известной степени уклоняются от центра данной конгрегации в различных направлениях, не выходя, однако, из ее пределов, мы будем называть уклоняющимися формами.

Таким образом, получаются три градации: 1) рода типичные (лежащие в центре конгрегации); 2) рода уклоняющиеся и, наконец, 3) рода переходные.

При достаточно большом числе членов конгрегации мы и внутри нее можем наблюдать повторение такого рода строения. Так, например, в обширной 1-ой конгрегации место уклоняющихся родов занимают уклоняющиеся группы, описанные нами выше. Эти группы построены совершенно аналогично установленным нами конгрегациям.

Резюмируя сказанное, мы заключаем, что в пределах одной обширной конгрегации можно различить несколько конгрегаций вторичных, которые характеризуются теми же объективными признаками, что и первые.

Далее возникает вопрос о том, нельзя ли все эти характерные черты строения найти в более крупных систематических единицах, чем семейство, с одной стороны, и в более мелких, с другой.

Я не подвергал систематическому разбору вопрос об отношении Syrphidae к соседним семействам. Однако уже самое поверхностное знакомство с системой указывает на то, что семейства тоже могут быть рассматриваемы как конгрегации. Конечно, для того, чтобы семейство приравнять конгрегации, определяя последнюю так, как это уже было сделано мною выше, необходимо внести в установленные семейства известные изменения, в частности изменить распределение родов, основываясь на существующем между ними реальном сходстве и оставив в стороне все филогенетические оценки признаков.

Некоторые рода Syrphidae обнаруживают ясно выраженное приближение к различным родам соседних семейств.

Так, например, род Bacha Fabr. сильно походит на Nephrocerus Ztt. из другого семейства—Pipunculidae.

К сожалению, нет сведений об анатомии этих родов, без чего затруднительно решить вопрос о том, являются ли они действительно переходными формами между Syrphidae и Pipunculidae.

Род Cerioides Rond. обнаруживает черты сходства с Conops L. из семейства Conopidae, что, между прочим, касается и анатомических признаков.

Рода Hammerschmidtia Schum. и Brachyopa Mg. имеют некоторые общие признаки с родами семейства Scatophagidae, а Volucella Geoffr.—с представителями Tachinidae и т. д.

Считая семейство Syrphidae за конгрегацию, мы должны принять составляющие его семь групп родов за членов конгрегации. Как было сказано выше, конгрегационное строение обнаруживается ясно лишь при достаточно большом количестве членов. Но все же и эти семь групп явно образуют два скопления.

Первое из них составляют I (Syrphus), II (Volucella) и III (Eristalis) подсемейства.

Во вторую конгрегацию следует поместить V (Zelima), VI (Milesia) и VII (Cerioides) подсемейство, при чем подсемейство IV (Eumerus) является промежуточным между обоими скоплениями.

То же, что можно было сказать о структуре семейств и подсемейств, применимо, с одной стороны, к родам, а, с другой, к крупным единицам, как отряды, классы, типы, если только они построены на основе существующего сходства и различия, помимо предполагаемых родственных соотношений между их гипотетическими родоначальниками.

Что же касается видов, то они, на наш взгляд, тоже не представляют чего-нибудь принципиально отличного от более высоких систематических единиц. Виды состоят из подвидов аналогично тому, как построены рода из видов или семейства—из родов. В свою очередь, подвиды могут тоже слагаться из более мелких единиц (n a t i o, s u b n a t i o), сохраняя свое конгрегационное строение.

Принципиальное различие мы встречаем лишь в элементарной систематической категории, каковой, на мой взгляд, является «Familie» или «Rasse» Гейнке (1). Такая «раса» элементарна в том смысле, что представляет собою одну, далее уже неразложимую конгрегацию.

Особенность расы в том, что члены ее (индивиды) образуют огромное скопление очень близких друг к другу форм. Индивиды одной расы, по определению Гейнке, находятся по своим признакам на одном и том же расстоянии от «идеального типа расы». Лишь отдельные особи образуют переходы к другим соседним расам.

Таким образом раса Гейнке (а отнюдь не вид) представляет собою низший предел систематических категорий.

IV.

Перейдем теперь к более детальному рассмотрению вопроса о строении конгрегации и о распределении признаков между членами ее.

В качестве примера возьмем подрод Metaphyllobius Smirn., установленный колеоптерологом Д. Смирновым.

В своей работе «Морфологический анализ и филогения группы видов рода Phyllobius, типа glaucus» (10) автор очень подробно рассматривает взаимоотношения видов, составляющих эту группу. При этом он разбирает очень большое количество признаков, что позволяет ему быть достаточно объективным при установлении отношений между отдельными видами. Хотя автору и осталось неизвестным внутреннее строение его объектов, но внешние признаки изучены очень тщательно и разносторонне. Так как нас сейчас интересует строение конгрегаций вообще, а не данный частный случай, то мы позволим себе не входить в рассмотрение отдельных признаков и отдельных видов. Будем учитывать лишь взаимоотношения.

Подрод Metaphyllobius состоит из 14 видов, но так как V вид описан недостаточно подробно, мы будем рассматривать лишь остальные тринадцать.

В центре подрода мы находим XI вид, к которому тесно примыкают виды III, XII и XIV. Эта центральная группа связана более или менее тесно с прочими девятью видами. Ближе всего к ней, именно к XIV виду, стоит X. Далее следует VI, наиболее близкий к III. Рядом с ним находится XIII.

VIII вид обнаруживает наибольшую близость к XI. Рядом с VIII стоит IX.

VII обнаруживает близость к XI, но он уже значительно отстоит от центральной группы.

Следующие 3 вида, IV, II и I, сильно удалены от центрá конгрегации и, вероятно, представляют собою переходы к другим подродам.

IV лишь слабо приближается в III, а виды I и II очень далеки от центральной группы. Оба они обнаруживают отдельную связь с III видом.

Каково же распределение признаков между видами?

Выберем наудачу несколько признаков и рассмотрим, каким образом группируются виды в зависимости от того или другого из них.

Нижеследующая таблица иллюстрирует эти группировки.

a)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
b)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
c)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
d)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
e)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
f)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
g)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
h)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
i)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
j)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
k)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
l)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
m)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
n)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
o)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
p)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
r)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
s)	1.	2.	3.	4.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14

Таблица составлена следующим образом.

Цифрами 1—14 условно обозначены различные виды Metaphyelobius (нумерация Д. Смирнова сохранена).

Каждый горизонтальный ряд соответствует отношению 13 видов к какому-либо признаку, при чем скобка, заключающая несколько видов, указывает на то, что они имеют сходное строение

данного признака. Так, например, в 3 горизонтальном ряду имеются 3 группировки. Это значит следующее. У видов 1 и 2 глаза совершенно круглой формы, у 10, 11, 12, 14 они почти круглые; наконец, у 3, 4, 6, 7, 8, 9 и 13 они ясно овальной формы.

Мы видим, что каждому признаку соответствует особая группировка видов, так что разнообразие группировок очень велико.

Не можем ли мы найти в этих группировках известную закономерность? Действительно, взглянув на таблицу, можно видеть, что известные сочетания видов встречаются чаще, чем другие.

Так, например, бросается в глаза, что виды 3, 11, 12 и 14 особенно часто группируются друг с другом. Виды 11 и 14 входят в общую группу 16 раз из 18, 11 с 12—пятнадцать раз, 12 и 14—тринадцать. С другой стороны, виды 1 и 11 лишь 4 раза из 18 встречаются совместно, так же как и 2 с 11.

По семи раз входят в общие группировки 3—11, 3—12 и 3—14.

Констатируя факт особенно частого комбинирования друг с другом видов 3, 11, 12 и 14, мы вместе с тем замечаем, что комбинации эти неодинаковы.

Так, например, в первом ряду все эти 4 вида находятся в одной группе, при чем в эту группу входит еще целый ряд видов.

Во втором ряду вид 3 входит в иную группу, чем виды 11, 12 и 14.

В четвертом ряду вид 3 опять вместе с ними, но на этот раз к ним присоединяются иные виды, чем в 1-ом ряду.

В пятом ряду лишь 4-ый вид отделен в особую от остальных группу. В следующем ряду все 4 вида вместе, но группируются опять-таки с новыми видами, и т. д.

Далее мы замечаем, что очень часто комбинируются друг с другом виды 8 и 9. Но и здесь не без исключений. Так, в 10-ом ряду эти виды находятся в различных группах. К этому нужно заметить, что мы рассматривали лишь небольшую часть общего количества признаков.

Короче, нет пары видов, которые всякий раз были бы в одинаковой группировке. И это относится к самым близким между собой видам. Это обстоятельство имеет важнейшее значение для вопроса о возможности филогенетической классификации.

Вопрос этот был мною затронут выше, и теперь я к нему возвращаюсь.

Подрод Metaphyllobius несомненно представляет собою конгрегацию, естественную систематическую категорию, так как при установлении его было принято во внимание лишь сходство между

видами, а не субъективные соображения. При всех филогенетических построениях приходится опираться в конце концов на сходство в определенных признаках. Однако таблица показывает, что каждому признаку соответствует особая группировка.

Род 10 по признаку соотношения длины стебелька и головки усиков ближе всего стоит к роду 9 и, однако, по признаку соотношения длины стебелька и грудного щита он наиболее близок к родам 7, 10, 11, 12 и 14. По IX признаку (форма заднего отдела головы) этот род оказывается близким ко всем остальным, кроме первого, и т. д.

Различные признаки формы ног, формы брюшка и проч. заставляют нас сближать X вид всякий раз с разными группами видов. Следовательно, наш вид оказывается более родствен то тому, то другому, третьему, четвертому и т. д. видам. Однако эволюционный процесс протекал одним определенным образом, и с этим невозможно примирить те результаты, которые мы получили, признав, что филогенез видов, составляющих наш подрод, следует строить, опираясь на сходство. Итак, мы зашли в тупик, из которого нужно искать выхода.

Самый простой выход из этого затруднительного для филогениста положения заключается в следующем. Обычно признается, что известные признаки важны для установления филогений, тогда как прочие для этого или совсем непригодны или же пригодны лишь в слабой степени. Обращаясь к нашему частному случаю—подроду Metaphyllobius, мы встречаем здесь большое затруднение. Ведь всякий признак дает особую группировку видов. Спрашивается, какой или какие признаки мы должны считать за филогенетически важные? Положение осложняется еще тем, что нет двух признаков, которые дали бы одну и ту же группировку. Какой же признак мы должны избрать? Почему должны мы считать соотношения длины усиков и головы признаком более важным, чем отношение этой длины к длине грудного щита. Или на каком основании форму глаз мы предпочтем обоим названным признакам? Почему форма брюшка важнее формы ног? и т. д.

Одним словом, выбор признака может быть лишь совершенно произвольным, а в этом случае все наши филогенетические допущения теряют научное значение.

Однако автор монографии все же считает возможной классификацию подрода по тем родственным отношениям, которые будто бы обнаруживаются при «общем учете признаков». Признавая, ко-

нечно, что различные признаки дают различные группировки видов, он отнюдь не отказывается от филогении. В чем же состоит его общий учет?

— «Конечно, если один вид *A* имеет с другим *B* 30 общих признаков, а с *C*—32, то не всегда его можно считать близким к *C*, так как здесь разница не велика и может быть обусловлена некоторыми ошибками при учете, которых невозможно совершенно избежать; но если во всех частных учетах по органам вид *A* все время имеет больше общих признаков с *B*, чем с *C*, а в общей сумме с первым 61 признак общий, а со вторым 30, то можно утвердить, что данный вид *A* ближе к *B* и дальше от *C*. Таким образом общий учет признаков является надежным методом определения родства» (10).

Мне тоже кажется совершенно ясным, что в общем вид *A* ближе к *B*, чем к *C*, но это слово «ближе» значит только то, что *A* более сходен с *B*, чем с *C*.

Считать же, что *A* более родственен *B*, чем *C* лишь на том основании, что он с первым имеет большее количество общих признаков, чем со вторым, совершенно недопустимо, ибо в этом случае мы должны предпочесть общие *A* и *B* 61 признак всем прочим признакам, заставляющим помещать эти виды в различные группировки. Такое обращение с признаками, кроме того, недопустимо логически, ибо если в отдельных случаях признаки противоречат один другому, следовательно, не допускают филогенетического толкования взаимоотношений видов, то как же можно считать общий учет признаков «методом определения родства». Очевидно, что автор противоречит сам себе.

Взаимоотношения видов Metaphyllobius никоим образом нельзя представить в виде генеалогического дерева.

Типичное конгрегационное строение систематических категорий, со скоплением близких видов в центре и с распологающимися по всем направлениям от центра периферическими видами, конечно, ничего общего не имеет с генеалогическим древом. Кроме того переходные формы, которые представляют собою самое обычное явление, как мы показали выше, явно противоречат расположению членов конгрегации на родословном древе.

В качестве второго примера рассмотрим описанную нами выше конгрегацию Volucella. Выберем наудачу несколько признаков и посмотрим, каким образом группируются рода.

Введем следующие обозначения признаков:

a) форма вершинной поперечной жилки;

в) форма краевого поля;

c) положение дискоидальной поперечной жилки;

d) волосяной покров глаз;

e) форма щетинки антенн.

Нижеследующая таблица иллюстрирует, каким образом группируются рода в зависимости от того или иного признака.

Как и в предыдущей таблице, горизонтальные ряды показывают отношения родов к какому-либо одному признаку, а в общую скобку заключены рода, имеющие сходное строение того или другого признака.

Рода обозначены цифрами в следующем порядке: 1) Cyphipelta Big., 2) Arctophila Sch., 3) Cinxia Mg., 4) Graptomyza Wd. 5) Phalacromyia Rnd., 6) Copestylum Mcq., 7) Volucella Geoffr., 8) Megametopon G.-T.

1	[2	3]	[4]	5	6	7	8
1	[2	3	4	5]	6	7	8
1	[2	3]	4	5	6	7	8
1	[2	3]	4	5	6	7	8
[1]	2	3	4	5	6	7	8

По форме вершинной поперечной жилки рода распадаются на следующие 3 группы.

Рода 1, 5, 6, 7 и 8 обладают выпуклой кнаружи жилкой, при чем верхняя и нижняя ее части впадают в продольные жилки под тупыми углами. Род 4 характеризуется прямой поперечной жилкой, впадающей в лежащую над ней продольную под прямым углом. Наконец, в родах 2 и 3 эта жилка образует с лежащей над нею продольной острый угол.

По сходству во втором признаке наши рода распадаются на две группы. Рода 1, 6, 7, 8 обладают замкнутым и стебельчатым краевым полем, тогда как в родах 2, 3, 4 и 5 это поле незамкнуто, так как субкостальная и радиальная жилки впадают в край крыла на некотором расстоянии друг от друга.

По положению поперечной дискоидальной жилки мы получаем две группировки. В родах 2 и 3 эта жилка расположена над серединой дискоидального поля или несколько за нею, тогда как в остальных родах она располагается в начале дискоидального поля.

Рассматривая следующий признак, мы получим такие две группировки: в родах 2 и 3 волосяной покров глаз отсутствует, тогда как в остальных он хорошо развит.

Наконец, последний признак дает такие результаты. Все рода, кроме первого, имеют перистую антеннальную щетинку, в то время как у первого рода она совсем лишена волосков. Рассматривая полученные результаты, мы опять приходим к старому выводу. Различные признаки дают разные группировки и, таким образом, противоречат друг другу, не позволяют нам представить отношение родов нашей конгрегации в виде генеалогического древа.

Подобного рода примеров можно было бы привести бесчисленное множество: их столько же, сколько конгрегаций. В наших двух примерах мы рассмотрели распределение видов внутри подвида и взаимоотношения родов подсемейства.

Очевидно, что и другие систематические категории не представляются принципиально различными, ибо все они построены по типу конгрегаций.

О тех затруднениях, которые встречаются при построении аналогичного дерева, писал еще Wiegand (11). Хорошим примером невозможности филогенетической системы может служить работа Eisig о семействе Capitellidae (Polychaeta) (12).

Разнообразие группировок при выборе различных признаков выступает здесь очень рельефно.

Вернемся теперь к подроду Metaphyllobius и рассмотрим вопрос о коррелятивных связях между различными признаками, характеризующими виды, входящие в состав подрода.

Обозначим попрежнему виды порядковыми числительными, а признаки—буквами. Индексами при этих буквах обозначим то или иное строение данного признака. Тогда совокупность признаков различных видов выразится следующим образом:

1)	a_1	b_1	c_1	d_1	e_1	f_1	g_1	h_1	i_1	j_1	k_1	l_1 . . . .
2)	a_2	b_1	c_1	d_2	e_1	f_2	g_2	h_1	i_2	j_2	k_2	l_2 . . . .
3)	a_1	b_1	c_2	d_3	e_1	f_2	g_2	h_2	i_3	j_2	k_2	l_3 . . . .
4)	a_1	b_1	c_2	d_1	e_2	f_2	d_2	h_2	i_3	j_2	k_2	l_3 . . . .
6)	a_1	b_2	c_2	d_4	e_1	f_2	g_2	h_2	i_3	j_2	k_2	l_3 . . . .
7)	a_1	b_2	c_2	d_3	e_1	f_2	g_3	h_1	i_3	j_2	k_3	l_2 . . . .
8)	a_1	b_1	c_2	d_4	e_1	f_3	g_2	h_2	i_4	j_2	k_3	l_3 . . . .
9)	a_1	b_1	c_2	d_4	e_1	f_3	g_2	h_2	i_3	j_2	k_3	l_3 . . . .
10)	a_1	b_2	c_3	d_3	e_1	f_3	g_3	h_2	i_4	j_2	k_4	l_3 . . . .

Рассмотрим теперь, какие признаки комбинируются друг с другом. Для этого составим следующую таблицу. В этой таблице каждый квадрат заключает в себе все сочетания, в которые вступает та или иная пара признаков. Условимся считать мерой корреляции двух признаков число сочетаний, которые они образуют друг с другом.

	a	b	c	d	e	. . .	k
a	—	5 a_1 b_1 3 a_1 b_2 a_2 b_1	a_1 c_1 6 a_1 c_2 a_2 c_1 a_1 c_3	4 a_1 d_4 3 a_1 d_3 a_1 d_1 a_2 d_2	7 a_1 e_1 a_2 e_1 a_1 e_2	. . .	3 k_2 a_1 3 k_3 a_1 k_1 a_1 k_2 a_2 k_4 a_1
b		—	4 b_1 c_2 2 c_1 b_1 2 c_2 b_2 c_3 b_2	3 b_1 d_4 2 b_2 d_3 b_1 d_1 b_1 d_2 b_1 d_3 b_2 d_4	5 b_1 e_1 3 b_2 e_1 b_1 e_2	. . .	3 k_2 b_1 3 k_3 b_2 k_1 b_1 k_2 b_2 k_4 b_2
c			—	4 c_2 d_4 2 c_2 d_3 c_1 d_1 c_1 d_2 c_3 d_3	5 c_2 e_1 2 c_1 e_1 c_2 e_2 c_3 e_1	. . .	3 k_2 c_2 3 k_3 c_2 k_1 c_1 k_2 c_1 k_4 c_3
d				—	3 d_3 e_1 3 d_4 e_1 d_1 e_1 d_2 e_1 d_4 e_2	. . .	2 d_4 k_2 2 d_4 k_3 d_1 k_1 d_2 k_2 d_3 k_2 d_3 k_3 d_3 k_4
e					—	. . .	3 e_1 k_2 3 e_1 k_3 e_1 k_1 e_2 k_2 e_1 k_4
f						. . .	4 f_2 k_2 2 f_3 k_3 f_1 k_1 f_2 k_3 f_3 k_4
g						. . .	g_1 k_1 4 g_2 k_2 g_3 k_3 2 g_2 k_3 g_3 k_4

Во втором слева квадрате первого горизонтального ряда мы находим следующее:

Признак a дает два варианта a_1 и a_2, также и признак b: b_1 и b_2; мы видим, что наиболее часто встречается комбинация a_1 b_1. Стало быть, эти два признака связаны наиболее сильной степенью корреляции. С другой стороны, в этом квадрате мы вовсе не встречаем сочетания a_2 b_2, что указывает на отсутствие коррелятивной связи между этими признаками.

На-ряду с сильно выраженной коррелятивной зависимостью мы встречаем и слабую ее степень. Примером может служить комбинация a_1 b_2, встречающаяся три раза из девяти, или сочетание a_2 b_1, которое мы встречаем лишь однажды.

Вообще говоря, степень коррелятивной зависимости между признаками очень разнообразна, что ясно показывает приложенная таблица.

В этой таблице мы не находим двух таких квадратов, которые содержали бы равные количества сочетаний соответственных признаков. Так, например, признак a_1 встречается совместно с b_1 пять раз, с c_1 он комбинируется один раз, с d_1—один раз и т. д. Словом, всякий признак комбинируется с другими на все лады.

Совпадение видовых группировок при выборе различных признаков мы получили бы лишь в том случае, если бы всякий признак сочетался с каждым из остальных одинаково часто. Другими словами, для совпадения группировок необходимо, чтобы всякий признак обладал одинаково сильной коррелятивной связью со всеми остальными.

Поясним это на примере. Допустим, что рода 1—7 по сходству в различных признаках группируются совершенно одинаковым образом (см. таблицу).

a)	1	[2 3 4]	[5]	[6 7]
b)	1	[2 3 4]	[5]	[6 7]
c)	1	[2 3 4]	[5]	[6 7]
d)	1	[2 3 4]	[5]	[6 7]

Тогда наша корреляционная таблица примет следующий вид:

1) a_1 b_1 c_1 d_1

2) a_2 b_2 c_2 d_2

3) a_2 b_2 c_2 d_2

4) a_2 b_2 c_2 d_2

5) a_3 b_3 c_3 d_3

6) a_4 b_4 c_4 d_4

	a	b	c	d
a	—	a_1 b 3 a_2 b_2 a_3 b_3 a_4 b_4	a_1 c_1 3 a_2 c_2 a_3 c_3 a_4 c_4	a_1 d_1 3 a_2 d_2 a_3 d_3 a_4 d_4
b		—	b_1 c_1 3 b_2 c_2 b_3 c_3 b_4 c_4	b_1 d_1 3 b_2 d_2 b_3 d_3 b_4 d_4
c			—	c_1 d_1 3 c_2 d_2 c_3 d_3 c_4 d_4

Последняя таблица показывает, каковы должны быть сочетания признаков и каковы корреляционные связи. Здесь в каждом квадрате мы встречаем один и тот же ряд корреляционных связей: 1, 3, 1, 1.

Признак *A* связан со всеми другими признаками корреляцией, измеряемой единицей; коррелятивная связь признака *a* со всеми остальными равна 3, и т. д.

Факт существования самых разнообразных корреляций между признаками имеет важнейшее значение для правильной оценки систематических категорий (конгрегаций).

Невозможность построения генеалогической системы приводит нас к необходимому заключению о полифилетическом происхождении систематических категорий. Только в том случае, если мы примем, что сходные признаки могут развиваться независимо от общности происхождения членов конгрегации, все указанные затруднения отпадают сами собой.

К такому выводу о полифилии систематических категорий я прихожу как систематик, опираясь на распределение признаков.

К тому же выводу приходят палеонтологи, имеющие возможность непосредственно изучать историю систематических категорий.

Так, известный палеонтолог Депере пишет в своем сочинении «Превращения животного мира» (15):

«В самом деле, своей блестящей работой об аммонитах рода Phylloceras он (т.-е. Неймайр) показал, что каждый большой род, как бы ни казался он однороден, никогда не развивается по одной ли-

нии, но в действительности заключает ряд параллельных одновременно развивающихся ветвей с различной продолжительностью существования.

«Мы встречаемся здесь с настоящим общим законом огромного значения—и это путь...»

Далее Депере приводит ряд примеров полифилетических родов и, в конце концов, приходит к выводу:

«Уже теперь можно предвидеть, что все, или почти все, рода ископаемых животных, когда они будут изучены тщательным образом во всех отношениях, окажутся в большей или меньшей степени полифилетическими. Монофилетизм наблюдается лишь у родов бедных видами, которые обнаруживают малую жизнеспособность и обладают слабой тенденцией к изменчивости во времени. Может быть, даже этот монофилетизм является лишь кажущимся и временным...»

Густав Штейнман (16) в своей книге («Геологические основы эволюционного учения») блестящим образом на многих примерах разбивает догмат монофилетизма. Приведем наиболее интересные места из названной работы:

«Те же отношения, которыми мы охарактеризовали выше филогенез родов, именно превращения одного рода в другой на многочисленных параллельных линиях, можно констатировать и в более высоких категориях, напр. семействах, заключающих по несколько родов. Особенно наглядный пример представляют Schizodonta среди моллюсков.

«Но даже и такие систематические категории, как отряды, никоим образом не представляют собою гомогенных образований, какими они считаются. Они точно так же оказываются состоящими из ряда связанных генетически стволов, так что развитие...»

В качестве примера Штейнман приводит развитие Ammonoidea.

Отдельные признаки, которые характеризуют крупные систематические подразделения этой группы, указывают, по мнению Штейнмана, лишь стадии филетического развития, которые были достигнуты и пройдены большим количеством рядов форм.

«При этом берутся обрывки различных линий, стоящих на определенной стадии, и объединяются в один род.

«Далее, несколько таких родов, стоящих на приблизительно одинаковой ступени развития, считаются составляющими семейство.

Таким образом, то, что согласно систематическим группировкам казалось однородным, оказалось филогенетически не только скомбинированным, но даже многократно происходившим; это касается не только рода или семейства, но и целого подотряда. (Пример— Ammonoidea»).

«...Кроме того можно было бы привести целый ряд примеров из Coelenterata, Mollusca и т. д., показывающих направление, в котором движутся успехи науки. Все более и более ясным становится то, что существующие систематические категории представляют собою перпендикулярные или косые срезы филетических стволов. Такую закономерность мы установили для вида, рода, семейства, подотряда, отряда. Почему бы сделать исключение для более крупных систематических категорий: класса и типа?».

«...Систематика в общем не дает никаких указаний для исследования филогенеза, напротив ее категории обозначают, главным образом, стадии или ступени развития, поперечные сечения через филетические стволы; генетические ряды проходят, главным образом, параллельно и лишь медленно и скудно делятся. При этом нет никакого повода допустить исключение из такого хода развития для больших групп, как отряды».

Аналогичные взгляды высказывает Даке (17). Приведенные авторитетные мнения палеонтологов интересны для нас в двух отношениях. Во-первых, они ясно показывают, каково происхождение систематических категорий. Как мы видим, по взгляду Штейнмана, систематическая категория представляют собою собрание форм, находящихся на одном приблизительно уровне различных генетических стволов. Генетические ряды в известный геологический момент переживают одну и ту же фазу своего филетического развития и вследствие этого характеризуются определенными общими признаками. В силу этого такие формы и заключаются в пределы одной систематической категории.

Крайне интересны для нас заключения Штейнмана относительно различной скорости развития генетических рядов. Приведем здесь некоторые выдержки из главы о Schizodonta. Здесь автор говорит об эволюции различных видов моллюсков из семейств Trigonidae и Unionidae.

«Первоначально простые концентрические ребра получают современем изгиб в форме буквы V, и этот процесс часто сопровождается превращением ребер в отдельные узлы; но при этом можно констатировать, что то один, то другой признак появляется то

раньше, то позже. В результате этого возникает возможность многочисленных комбинаций.

«Ибо, если вид, обладающий концентрическими ребрами, начнет изменяться в обоих направлениях, то у некоторых индивидов изгиб наступит скорее, чем у других.

«Независимо от этого распад ребер на узлы проходит с различной скоростью в обеих группах. Если еще к этому прибавить разницу в расстояниях и резкости ребер, а также в очертании раковины, то может произойти целый хаос форм с дугообразными или коленчато-изогнутыми ребрами».

Различная скорость филетического развития признаков в пределах одного генетического ствола или одного и того же признака в разных стволах имеет очень большое значение для правильного представления о систематических категориях.

Эймер в своем известном сочинении об ортогенезе (18) подчеркивает важность этого явления и дает ему название «гетерэпистазы».

Штейнман, который вообще является сторонником эймеровских представлений об органическом росте и об ортогенезе, считает явления гетерэпистазы одной из закономерностей эволюционного процесса.

Таким образом, выводы о разнообразии коррелятивных связей между признаками и об известной независимости признаков друг от друга находят полное подтверждение в том материале, который дает палеонтология, изучающая историю органической природы.

Благодаря слабости коррелятивных связей одни признаки в своем филетическом развитии могут далеко опередить другие, и в результате появляются формы, которые являются как бы исходящими в отношении одних признаков, а в отношении других представляются нам конечными звеньями генетических рядов.

Здесь мы переходим ко второму важному для нас пункту, по которому палеонтология тоже располагает материалом.

Именно, нас интересует вопрос о том, насколько возможна классификация органических форм, основанная на взаимном кровном родстве.

Возможна ли та филогенетическая систематика, на необходимости которой настаивает большинство морфологов?

Несколько выше, рассматривая распределение признаков в подроде Metaphyllobius и в подсемействе Vollucellinae, мы отметили

те непреодолимые затруднения, на которые неминуемо натолкнется всякий, стремящийся построить генеалогическую систему названных категорий.

Эти затруднения являются в результате того, что систематические категории имеют полифилетическое происхождение. Благодаря гетерэпистатичности развития признаки известной систематической группы могут появляться на различных генетических стволах и в различные периоды времени, подчас разделенные промежутками огромной продолжительности. Так, например, признаки рода Anodonta образовывались в различные геологические периоды, как констатирует Штейнман.

Данные палеонтологии показывают нам, что члены одной систематической категории развиваются в параллельных генетических стволах, независимо друг от друга.

Следовательно, какой же смысл может иметь рекомендуемая генеалогическая классификация? Очевидно, что общая исходная форма рода, семейства, отряда и т. д. («Urform» многих авторов) является фикцией.

Приведенные выше чисто систематические изыскания и данные полеонтологии, вполне подтверждающие их, заставляют нас решить вопрос о филогенетической систематике безусловно отрицательно. Систематические категории имеют строение конгрегаций и не могут быть расположены на родословном древе.

Выше мы пришли к выводу, что невозможность установить филогенетические отношения между систематическими единицами есть результат того, что различные признаки попарно связаны очень разнообразными степенями корреляционной зависимости. Однако возможность существования группы признаков, тесно связанных между собою коррелятивно, не исключена, напротив— вероятна. В таком случае является вопрос: нельзя ли говорить об эволюции таких комплексов коррелятивно-связанных признаков? В случае положительного решения имелась бы возможность говорить и о филогенезе таких комплексов.

Для того, чтобы найти ответ на этот вопрос, я поступил следующим образом.

В качестве объекта была взята обыкновенная синяя мясная муха Calliphora erythrocephala. Этот вид, как и близкие трупные и навозные мухи, отличается сильно выраженной способностью сокращать срок метаморфоза при недостаточном количестве пищи (19).

В условиях эксперимента, сводя до минимума количество питательных веществ, мы можем получить карликовых особей, которые бывают гораздо меньших размеров, чем нормальные.

Как известно, между различными признаками вида существуют самые разнообразные случаи коррелятивной зависимости. Если допустить, что коррелятивные связи между признаками настолько прочны и неразрывны, что остаются неизменными в течение эволюционного процесса на протяжении многих поколений, следовало бы ожидать сохранения нормальных связей у карликовых особей, полученных в результате голодного режима.

Я употребил для опыта потомство одной самки нормальных размеров, пойманной в природных условиях. Половине общего числа личинок пища была предоставлена в неограниченном количестве, тогда как другая половина особей питалась лишь в течение четырех дней и дала в результате карликовых мух.

Как у нормальных, так и у голодающих мною были вычислены коэффициенты корреляции между двумя парами признаков: a и a_1, $в$ и $в_1$. В качестве признаков я взял соотношения длины отрезков некоторых жилок крыла.

Для особей, развивавшихся при неограниченном питании, вычисление дало следующее:

$$R\ (a,\ a_1) = +0,84; \quad R\ (в,\ в_1) = +0,78.$$

Таким образом, обе пары признаков оказались связанными высокой степенью корреляции.

Измерение карликовых мух дало следующие результаты:

$$R\ (a,\ a_1) = +0,91; \quad R\ (в,\ в_1) = +0,88.$$

Итак, оказалось, что коэффициенты корреляции значительно изменились. Первый коэффициент повысился у голодавших сравнительно с нормальными на +0,07, а второй на +0,1. Но если нам удалось добиться так легко значительного изменения коррелятивных связей, то ясно, что в течение эволюционного процесса, когда происходят всевозможные воздействия изменяющихся внешних условий, коррелятивные связи могут то ослабевать, то усиливаться.

Таким образом, исходя из существующих в настоящий геологический момент коррелятивных связей между признаками, мы не можем восстановить эволюцию и филогенез даже небольшой группы признаков, связанных высокой степенью коррелятивной

зависимости. Отсюда следует, что нам доступно лишь восстановление филогенеза каждого признака в отдельности.

Конечно, иное положение палеонтолога, который имеет возможность шаг за шагом следить, как одни формы постепенно переходят в другие.

V

Согласно очень распространенному мнению все признаки можно разделить по степени их важности для филогенетической системы на «хорошие» и «плохие». Первые называются еще обычно «свойствами организации», а вторые «приспособлениями», возникающими под влиянием внешних условий.

Кроме того такие признаки, которые свойственны большому числу видов, родов, семейств и т. д., считаются систематическими в отличие признаков неважных и несистематических.

Однако, как показывают наблюдения, большие группировки, которые дают такие систематические признаки, все же не совпадают друг с другом.

Рассмотрим в качестве первого примера нашу первую конгрегацию, образующую подсемейство Syrphinae. Подавляющее большинство родов этого семейства объединяется тем признаком, что дискоидальная поперечная жилка расположена близ основания дискоидального поля крыльев. Однако у некоторых родов, как Ischyroptera Pok., Myiolepta Newm. и других, эта жилка располагается над средней частью дискоидального поля.

Другой признак, отрицательный, заключается в том, что почти все рода Syrphinae лишены макрохет в покрове грудного щита. Однако в родах Hammerschmidtia Schumm. и Ferdinandea Rond. эти макрохеты имеются.

Кубитальная продольная жилка, будучи прямой на всем своем протяжении у большинства родов подсемейства, у видов Didea Macq сильно изогнута; изогнутый кубитус встречается и у некоторых видов рода Syrphus Fabr.

Большинству родов подсемейства свойственны короткие антенны. Однако и здесь мы встречаем исключение—рода Chrysotoxum Mg. и Myxogaster Macq.

Число этих примеров можно сильно увеличить. Здесь интересно отметить, что вне группировок, основанных на различных признаках, остаются то одни, то другие рода.

Так, род Ischyroptera Pok., у которого дискоидальная поперечная жилка расположена над срединной дискоидального поля—признак, исключающий его из большой группировки,—отличается отсутствием макрохет грудного щита, следовательно, по этому признаку может быть помещен в большую группировку. Также и по форме кубитуса этот род остается в пределах группировки.

Hammerschmidtia Schumm., которую приходится исключать из большой группировки вследствие присутствия грудных макрохет, по другим признакам остается в пределах больших группировок.

Вообще трудно подыскать такой признак, который бы объединил всех членов конгрегации. Присоединить же к нему второй такой признак является уже совсем невозможным.

Так как каждый из названных трех признаков объединяет большие группы родов, то, следовательно, все они должны считаться филогенетически важными.

Однако при всем том они дают взаимно противоречащие группировки. Где же выход из этого положения? Предпочесть один признак остальным двум было бы нелогично. В самом деле, чем положение дискоидальной поперечной жилки хуже как признак грудных макрохет или длины антенн?

Вторым примером может служить подсемейство Volucellinae. Одним из характерных признаков этого подсемейства является перистая антеннальная щетинка, однако род Cyphipelta Big. приходится исключить из группировки, так как здесь щетинка голая.

По положению дискоидальной жилки приходится исключать из большой группировки рода Arctophila Schin. и Cinxia Meig. Рассматривая другие признаки, мы всякий раз исключаем из большой группировки те или иные рода; примеров подобного рода можно привести столько же, сколько существует конгрегаций. И Metaphyllobius, конечно, не представляет исключения.

Рассматривая распределение видов Metaphyllobius по сходству в отдельных признаках, мы замечаем следующее. Большинство признаков дает группировки различного объема. Так, например, по строению первого признака (см. таблицу на стр. 94) получаются две группировки, из которых одна заключает 12 видов, а другая лишь 1. Пятый признак тоже дает две группы: 12 видов и 1; признак X тоже делит на группы 12 и 1.

Признак XIV дает группировки следующего объема: 8 видов, 3 и 2.

Признак VIII	9,3,1	признак XI	5,5,2,1
» VI	8,3,1,1	» XII	7,4,2
» XVI	8,5	» XIII	6,5,2
» XVIII	8,5	» XV	7,6
» II	6,5,2	» XVII	7,6
» III	7,4,2	» VII	7,5,1
» IV	7,4,1,1	» IX	6,5,1,1

Подведем итоги этой таблице.

Признаки I, V и X дают одинаково большие группировки: 12 и 1. Из первой группировки исключается II вид, из второй—IV, а из третьей—I.

Здесь мы снова имеем пример того, как признаки, дающие одинаково большие группировки, тем не менее противоречат друг другу. Четыре признака, XIV, VI, XVI, XVIII, дают одинаково большие группировки—по восьми видов. Но и здесь наблюдается несовпадение группировок.

Резюмируя сказанное о достоинстве различных признаков, мы приходим к выводу, что даже такие признаки, которые способны объединять большие группы низших единиц, не могут быть приняты в качестве указателей родства форм.

Как бы ни были велики те группы, которые объединяются сходством в том или ином признаке, все же получается несовпадение этих группировок. Таким образом, построение генеалогической системы является невозможным ввиду особенностей распределения признаков.

Отказываясь от разделения признаков на важные и неважные в филогенетическом отношении, мы логически приходим к выводу, что при построении естественной системы необходимо учитывать все признаки, так как лишь этим путем мы сможем объективно учесть сходство и различие.

Догматическое предпочтение одних признаков другим должно быть признано ненаучным. Уже давно было замечено, что взгляды разных авторов на филогенетические взаимоотношения различных систематических групп или отчасти противоречат друг другу, или же просто взаимно исключаются, ибо разные автора пользовались для своих выводов различными знаками.

Это обстоятельство отмечалось, напр., Раутером (13). Из русских авторов данный вопрос поднимался Белоголовым (20) и Кашкаровым (21).

Изложенные наблюдения и теретические соображения побуждают нас высказать определенный взгляд на задачи систематики, как самостоятельной дисциплины.

Выше мы решительно отвергли распространенное положение о том, что система должна служить выражением кровного родства.

Невозможность генеалогической системы явствует из тех данных, которыми располагает палеонтология и систематика.

Систематика должна учитывать вполне объективно сходство и различие между организмами. Естественной систематической категорией является конгрегация, то-есть скопление сходных форм; такая категория не есть случайная, субъективная группировка, так как она характеризуется вполне определенными объективными признаками.

Генезис конгрегаций становится ясным при знакомстве с данными палеонтологии. Эти данные показывают, что конгрегация заключает в себе формы, развившиеся на разных генетических стволах, но переживающих однородную филетическую стадию.

Если допустить, что новые филогенетические признаки возникают под влиянием изменений среды, то конгрегацию можно рассматривать как коллективную реакцию группы генетических рядов на определенные изменения в условиях жизни, становящиеся постоянными.

Такая оценка конгрегации подчеркивает ее реальность и объективное значение; она особенно интересна тем, что допускает экспериментальную проверку.

В построении конгрегаций и установлении их взаимоотношений заключается первая задача систематики.

Выше мы пытались затронуть некоторые вопросы, касающиеся строения конгрегаций. Здесь возникают важные проблемы соотношения признаков и их распределения, отчасти разрешенные Г е й н к е относительно низшей систематической категории.

Эти вопросы обрабатываются математически теорией корреляций, являющейся, в свою очередь, выводом из теории вероятностей.

Таким образом эти математические науки служат вспомогательным средством в работе систематика. В последнее время соотношение признаков изучается и экспериментально, именно в области наследственности.

В установлении закономерностей, определяющих соотношения и распределение признаков, заключается другая задача систематики [1]).

Указатель литературы.

1) Heincke, Fr. Naturgeschichte des Herings. 1898.

2) Вавилов, Н. Гомологические ряды в наследственной изменчивости. Саратов, 1920.

3) Бахметьев, П. Попытка установить периодическую систему бабочек. Тр. Сарат. Общ. Ест., IV. 1903—1904.

4) Kersten. Uber die Begriffe der natürlichen, der systematischen und genetischen Verwandtschaft der Organismen. Zeitschr. f. Naturwiss., 79, 1907.

5) Kertész, C. Catalogus Dipterorum. VII. 1910.

6) Verrall, G. H. British Flies, V. 1901.

7) Williston, S. W. Synapsis of the North-American Syrphidae.—Bullet. Unit. Stat. Nat. Mus. 1886.

8) Bigot, J. Diptères nouveaux ou peu connus. 21-e partie. XXXII, Syrphidi.— Ann. de la Soc. Ent. de France. 6-e Série. III. 1883.

9) Girschner, E. Uber die Postalar-Membran der Dipteren. Illustr. Wochenschr. f. Entom. II. 1897.

10) Смирнов, Д. Морфологический анализ и филогения группы видов рода Phyllobius Sch., типа glaucus. Scop. (Coleoptera, Curculionidae). Тр. Русск. Энтом. Общества, т. XL. № 4. 1913.

11) Wigand, A. Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. 1874—1877.

12) Eisig. Capitellidae. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel.

13) Rauther, M. Ueber den Begriff der Verwandtschaft. Zool. Jahrb. Suppl. 15, Bd. 3. 1912.

14. Lubosch, W. Das Problem der tierischen Genealogie. Arch f. mikr. Anat., Festschrift f. O. Hertwig. 1920.

15) Депере. Превращения животного мира.

16) Steinmann, G. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. 1908.

17) Dacqué, E. Paläontologie, Systematik. und Deszendenzlehre. Die Abstammungslehre, 12 Vortrage. 1911.

18) Eimer, Th. Orthogenesis der Schmetterlinge. 1897.

19) Ежиков, И. О влиянии голодания на метаморфоз мясных мух.—Русск. Зоологический Журнал, II, 3—4. 1917.

20) Белоголовый, Ю. Сегментальное положение границы черепа у Sauropsida. Опыт анализа сравнит. метода в морфологии. Учен. Зап. Моск. Универ.. Москва. 1911.

21) Кашкаров. Д. Исследование о пузырчатой ткани костистых рыб. Москва 1916.

---

[1]) В заключение считаю долгом выразить благодарность заведующему Зоологическим Музеем проф. Г. А. Кожевникову за предоставление места в лаборатории и за указания.

Uber den Bau der Systematischen Kategorien.

E. Smirnov.

(Aus dem Zoologischen Museum der Moskauer Universität.)

Zusammenfassung.

— Die allgemeingültige These, dass das System eine Blutverwandt schaft ausdrücken soll, ist unhaltbar.

— Die Unmöglichkeit ein genealogisches System zu baeun wird aus dem bearbeiteten Material offenbar. Die Paläontologie und die Systematik bestehtigt es.

— Als natürliche systematische Kategorie muss «die Kongregation», d. h. eine Anhäufung ähnlicher Formen, gelten; eine solche Kategorie ist keine zufälige, subjektive Gruppierung, da sie durch ganz bestimmte, objektive Merkmale charakterisiert wird.

Dieser Begriff wi.d folgendermassen definiert: jegliche zwei Glieder einer Kongregation (z. B. swei Genera einer Familie, oder zwei Arten eines Genus) sind einander ähnlicher, als zwei beliebige, das aus glieder irgend welcher anderer Kongregation.

Die Genesis der Kongregationen wird durch die Tatsachen der Paläontologie erhellt. Diese Tatsachen zeigen, dass die Kongregation aus Formen besteht die sichzwar aus verschiedenen genetischen Stämmen entwickeln, jedoch ein gleichartiges phyletisches Stadium erleben.

Wenn man annimmt, dass neue phyletische Merkmale unter dem Einfluss der Veränderungen der Umgebung entstehen, so lassen sich die Kongregationen, als kollektive Reaktionen einer Gruppe genetischer Reihen gegen bestimmte Veränderungen der Lebensbedingungen, die konstant werden, betrachten.

Eine solche Bewertung der Kongregation zeigt ihre Realität und objektive Bedeutung.

Die erste Aufgabe der Systematik besteht im Aufbau der Kongregationen und in der Aufstellung ihrer Wechselbeziehungen.

Im vorhergehendem haben wir versucht einige Fragen, den Aufb der Kongregationen betreffend, zu berühren. Hier entstehen wichtige Probleme welche die Beziehungen und Verteilung der Merkmale betreffen, und die auch teilweise, in Bezug auf die niedrigste systematische Kategorie, schon von H e i n c k e (1) gelöst worden

ind. Diese Fragen werden mathematisch durch die Korrelationstheorie bearbeitet. In letzter Zeit werden die Beziehungen der Merkmale auch experimentell studiert, nämlich auf dem Gebiet der Vererbungslehre.

Die zweite Aufgabe der Systematik besteht in dem Aufbau der Gesetzmässigkeiten, welche die Beziehungen der Merkmale zu einander und ihre Verteilung regulieren.

Uber die Genese der Extremitäten der Wirbeltiere.

Eine entwicklungsdynamiche Studie.

Prof. Alfred Greil.

(Aus der Universität von Insbruck.)

Alles ist einfacher, als man denken kann,
Aber zugleich beschränkter, als zu begreifen ist.
(Goethe.)

Die folgenden Darlegungen unterscheiden sich vor allem in methodischer Hinsicht von C. Rabls «Gedanken über den Ursprung der Extremitäten» (1901, 1916), die mir hier durch die Güte Prof. Sewertzoffs nach meiner fünfjährigen Verbannung nach Taschkent wieder zugänglich wurden. Bei Untersuchungen und Erwägungen über die Dynamik der Entstehung einer Formation ist das betreffende zellenstaatliche Phaenomen in erster Linie als eine epigenetische Evolution cellulärer Mannigfältigkeit zu deuten, welche unter dem Zwange genau zu analysierender innerer und äusserer, entweder schon in der Keimzelle bestehender, oder erst während der Entwickelung erworbener Bedingungen erfolgt. Die Art und Weise, wie die betreffende Formation verwendbar und tauglich ist, wie sie sich in ihrer weiteren Ausbildung spezieller Funktionen anpassen, diese übernehmen kann, kommt grundsächlich erst in zweiter Linie in Betracht. Die Dynamik der Entstehung, der ersten Anlage zellenstaatlicher Formationen hat—sowohl hinsichtlich des phyletischen Erwerbes, wie der ontogenetischen Wiederholung ganz andere Bedingungs-Komplexe zu ermitteln, als die Dynamik des Ausbaues der besonderen Anpassungsweisen, bei denen das evolutionistische Mo-

ment immer mehr in den Hintergrund tritt. In dieser Hinsicht— die weitere Verwendbarkeit der angelegten Organe betreffend — baut die Ontogenese bei der Entstehung der Organe tatsächlich blindlings, unter dem vorherschenden Zwange innerer Entwickelungsbedingungen in den Tag hinein; die treffliche Versorgung der Kiemlinge hat diese Periode immer mehr verlängert—gleichviel ob eine Durchschnittsbildung, eine vorteilhafte und prospektiv bedeutsame Variante, ein sprunghaft auftretendes Novum oder eine ganz minderartige nicht dauerfähige Missbildung in Erscheinung tritt. Das Freileben, der Kampf ums Dasein und andere Momente besorgen sodann die Auslese des ziellosgeschaffenen Formenreichtumes.

Ist nun das betreffende zellenstaatliche Phanomen, als eine epigenetische Evolution cellulärer Mannigfältigkeit erkannt, das zellenstaatliche Problem auf ein celluläres Problem zurückgeführt, dann ist auch der Vererbungsvorgang, die Vererbungsweise, die Disposition zum Wiedererwerbe in einer folgenden Ontogenese aufgeklärt und es können z. B. Erwägungen darüber angestellt werden, durch welche Abänderungen der cellulären Mannigfältigkeit an den betreffenden Formationen neue epigenetische Reaktionen während der Entwicklung erzielt und erzwungen werden können, wie also neue Varianten entstehen.

C. Rabl nimmt im Sinne der Balfour-Thacherschen «Seitenfaltentheorie» an: «dass es tatsächlich einmal Tiere gegeben habe, bei denen sich ein Flossensaum, oder, sagen wir zunächst lieber, eine Hautfalte—jederseits von der Kiemen—bis zur Aftergegend erstreckte und dass dann diese Hautfalte zum Mutterboden für die Entwickelung der paarigen Flossen wurde» (b. c. pg. 2) und fährt fort: «so bleibt es doch zunächst völlig unverständlich, warum aus diesem Flossen— oder Hautsaume sich jederzeit immer nur zwei Flossen entwickelt haben; warum es mit anderen Worten nicht auch Fische gibt, die eine grössere Anzahl von paarigen Flossen besitzen. Eine grössere Zahl paariger Extremitäten kann doch von vornherein nicht als schädlich oder der raschen Fortbewegung hinderlich bezeichnet werden» (pg. 12). Führt Rabl aus: «die seitlichen Flossensäume werden also wohl sicherlich nicht propulsatorische Organe gewesen sein, sondern Organe, deren Hauptfunktion darin bestand, das Gleichgewicht der Tiere im Wasser zu erhalten. Sie werden eine Art Fallschirm vorgestellt haben, der namentlich dann in Tätigkeit zu treten bestimmt war, wenn die Vorwär sbewegung aufhörte und die Tiere langsam zu Boden sanken. Wenn aber diese Voraussetzung richtig

ist, so wird es verständlich, weshalb sich aus jedem der beiderseitlichen Flossensäume im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwickelung nur zwei, nicht mehr, nicht eine beliebig-grosse Zahl von Flossen herausgebildet haben. Zur Sicherung der Funktion der seitlichen Flossensäume als eines Fallschirmes musste sich wohl zunächst die Muskulatur in sie hineinbilden (sic!). Dies konnte aber nach der ganzen Anlage des Wirbeltierkörpers nur von der seitlichen Rumpfmuskulatur kommen und musste von den ästen der Spinalnerven innerviert werden. Es brauchten (!) aber die Flossensäume durchaus nicht mit einem Schlage in ihrer ganzen Länge «muscularisiert» zu werden, sondern es genügte (!) vollkommen, wenn sich eine solche Muskulatur zunächst nur in der Nähe des vorderen und des hinteren Endes der Säume bildete. Von hier aus schritt dann die Ausbildung der Muskalatur weiter also vom Vorderende nach hinten und vom Hinterende nach vorne. Wahrscheinlich, wird sich in der Folge die Muskulatur, welche sich von den einzelnen Myomeren aus in die Flossensäume hineinbildete, ähnlich wie während der individuellen Entwickelung bald in einen dorsalen und einen ventralen Muskelstreifen oder wenn wir so sagen dürfen, in je einen Streck und einen Beugemuskel geteilt haben und zwischen diesen wird aus dem Bindegewebe des Flossensaumes je ein Flossenstrahl entstanden sein [1]). So werden sich also auch die Knospelstrahlen allmählich vom Vorderende des Flossensaumes nach hinten und vom Hinterende nach vorne ausgebildet haben. Waren dann die beiden Enden des Saumes hinlänglich gestützt, und waren sie für sich allein im Stande, die Funktion des ganzen Flossensaumes zu übernehmen und sie besser zu versehen, als es anfangs der ganze, noch ungestützte Flossensaum zu tun vermochte, so konnte (!) es zum Schwunde des Saumes kommen, während seine beiden Enden als Brust und Bauchflosse bestehen blieben und sich allmählich noch mehr vervollkommen. Da sich nun aber das Skelet in dem Teile des Flossensaumes, der sich zur Brustflosse entwickelte in der Richtung von vorne nach hinten, in dem Teile aber der zur Bauchflosse wurde, umgekehrt von hinten nach vorne ausbildete, so musste naturgemäss der Vorderrand der Brustflosse einen Bau zeigen, der mehr oder weniger an den Bau des Hinterrandes der Bauchflosse erinnert und umgekehrt». Es musste sich also jener Gegensatz der beiden Flossen herausbilden, den Schneider am besten

[1]) Auffallenderweise berücksichtigt Rabl die Stützelemente jenes «Fallschirmes» erst in zweiter Linie, ohne auf deren Ursprung einzugehen.

dadurch charakterisieren zu können glaubte, dass er sagte Brust und Bauchflosse seien um 180° gegeneinander gedreht [1]).

Wenn nun der Entwickelungsdinamiker das vorliegende Problem bis zu den letztauffindbaren Beziehungen zurückverfolgt, und gemäss dem allgemeinen Grundgesetz, dass die Entwickelung eine epigenetische Evolution cellulärer Mannigfältigkeit ist, erörtern will, so muss auf die frühen Stadien der Längenentwickelung des Wirbeltierkörpers zurückgegriffen werden. In den «Tafeln zum Vergleiche der Entstehung der Wirbeltierembryonen» (Festschrift zum 80 Geburtstage Ernst Häckels, 1914), wurde vom Verf. für die gesamte Chordonierreihe der Nachweis erbracht, dass der dorsale, sich segmentierende, Myotome ausbildende Körperabschnitt durch die oppositionelle Tätigkeit des sog. Teloblastems entsteht, welches mit dem zumeist freien Rande der dorsalen Urmundlippe abschliesst. Das Protoplasma dieses eine so langandauernde relativ kollossale Leistung vollbringenden Zellkomplexes, entstammt dem praevalenten Gebiete polarbilateral, herangewachsener Eizellen. Dass dieses Teloblastem nicht durch Konkrescenz seitlicher Hälften, durch eine Urmundnaht entstanden, sondern primär unpaar ist, wurde im angeführten Tafelwerke gleich falls fur die gesamte Chordonierreihe bewiesen. Es genügt übrigens in diesem prinzipielle Belange auf die Reptilienentwickelung inbs. auf

[1]) Ueber das Variationsproblem bemerkt Rabl: «Die einzelnen Variatäten jener hypothetischen Urformen werden sich abgesehen von anderen Charakteren vielleicht auch durch die Zahl der Radien, die sich in ihren paarigen Flossensäumen bildeten, von einander unterschieden haben. Vielleicht werden sich bei der einen Varietät von beiden Enden der Säume her sehr zahlreiche Radien entwickelt haben, bei einer zweiten weniger zahlreiche und bei einer dritten nur je einer an jedem Ende des Saumes. Die erste Varietät wird vielleicht grössere Tiefen des Meeres bevorzugt haben, die zweite—Stellen von mässiger Tiefe, die dritte seichte oder schlammige Plätze. Mit der allmählichen Umbildung der Enden der Flossensäume zu Flossen wird die Zwischenstrecke geschwunden sein und so werden sich bei den einzelnen Varietäten verschiedene Flossenformen mit einer verschieden grossen Zahl von Radien ausgebildet haben. Immer werden sich die Elossen in Anpassung an ihre Funktion entwickelt und weitergebildet haben; Form und Funktion werden stets Hand in Hand mit einander gegangen sein. Ein Fisch, der sich auf hoher See im tiefen Wasser umhertreibt brauchte (!) andere Flossen, als einer der seichte Stellen mit sandigem oder schlammigem Grunde liebte (!). für diesen werden breite Platten, die zur Erhaltung des Gleichgewichtes dienten und von zahlreichen Knorpelstrahlen gestutzt waren, gewiss wenig vorteilhaft gewesen sein, als stab oder priemenförmige nur von einem einzigen, gegliederten Knorpelstrahl gestützte Fortsätze oder Anhängsel des Körpers. Solche Fortsätze werden die Tiere bei ihren Bewegungen unterstützt, sie werden aber auch eine wesentlich andere funktionelle Bedeutung erlangt haben, als jene Flossen der Tiefseeformen (b. c., p. 18)».

gewisse Chelonier zu verweisen, die ein klassisches Untersuchunge-objekt darbieten. Die dorsale Urmundlippe springt bei diesen Formen lange Zeit hindurch, gerade während der kritischen Phasen der Längenentwickelung, in beiden Richtungen des Raumes also buckelig vor, eine Erscheinung, die mit der Konkrescenztheorie absolut unvereinbar ist und deutlich beweist, dass das Teloblastem mit unverändert bleibendem freien (Urmund) Rande nach vorne zu aponiert.

Ich habe nun bereits in einer, während meiner 10-monatlichen Untersuhungsarrestshaft (als politisch Verdächtiger) verfassten, z. T. in Merkel—Bonnets Anat. Heften Bd. 1817/18 abgedruckten Darlegung über den Erwerb der Kraniotenorganisation darauf hingewiesen, dass es höchst sonderbar wäre, wenn das eine so gewaltig- und so vielseitig sich differenzierende Wachstumsleistung Vollbrinsgende Teloblastem ausser einer allmählichen, von verschiedenen, primären und sekundären Faktoren abhängigen Erschöpfung bei der Schwanzentwickelung keine andere Ungleichheit seiner oppositionellen Tätigkeit erkennen liesse. Eine solche Gleichmässigkeit des Aufbaues des sich segmentierenden, d. h. seine Wachstumstammung durch metamer erfolgende quere Entspannungen (Querfältelung) ausgleichenden Körperabschnittes besteht in prägnanter Weise bei Amphioxuskeimlingen, deren Teloblastem noch keine bedeutendere Wachstumsenergie erlangt hat und deren Segmente keine derartigen Sonderungen epigenetisch erwerben, welche ihnen Gelegenheit geben würden Schwankungen in der Tätigkeit des Teloblastems minutiöseste Ungleichkeiten in der Intensität und Beharrlichkeit des Teilungswachstums im aponierten Zellmaterial in markanten Reaktionen zu offenbaren. Diese Möglichkeit bestünde wohl bei Petromyzonkeimen, deren dotterreiche, holoblastische Keimzellen eine sicherlich sowohl in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht gesteigerte Wachstumspraevalenz aufweisen, die denn auch hinreicht, um an den Segmenten weitere epigenetische Sonderungen zu erwerben, die ganz denen in der übrigen Wirbeltierreihe entsprechen. Aber jene Segmentreihe erscheint nach den bisherigen Untersuchungen zu schliessen, gleich entwickelt, obgleich in dem abgrenzenden Seitenplattengebiete, wo selbst die dorsale Wachstumsprävalenz ausklingt, die Entstehung der Vorniere eine subtiele Schwankung und Ungleichkeit der Leistungsfähigkeit des aponierten Zellmateriales erkennen lässt. Jene dorsale Wachstumsprävalenz ist bei diesen Keimlingen gross genug geworden, um unter den günstigen räumlichen Verhältnissen (ausgedehnte Mikromerenkalotte der Blastula im Gegensatze zu den äusserst be-

schränkten Verhältnissen beim Amphioxuskeim) eine Verlängerung der dorsalen Gastrula bzw., Neurulawand in der Richtung nach vorne zu gestalten. Damit war der Grund zur Kraniogenese gewonnen. Im Vergleich mit dem unansehnlichen vor den ersten Myotomen gelegenen Körperabschnitt des Amphioxus, ist dieser relative Neuerwerb der Petromyzonten zwar sehr ansehnlich im Vergleich mit höherstehenden Wirbeltieren, erlangt er zwar grundlegende, aber doch noch auf primitiver Stufe stehende Sonderungen epigenetischer Art, — ganz ohne Augenblasen, Mittelhirn, Schlundtaschen und Herzbildende Anlage und Organoblastische Substanzen und Determinanten — denn ein solches Heinzelmännchenspiel würde der Entwickelung ihre ganze gewaltige Wucht und Schönheit rauben.

Erst bei den Keimlingen der Knorpelfische treten an den Derivaten des sich segmentierenden, paraxial entstandenen Mesoderms, bei deren periforem Verwachsen markante Ungleichheiten, Zellproliferation ein— also nicht an den Dorsalsegmenten selbst und deren ersten, in der Richtung des geringsten Widerstandes verwachsenden, entspannenden Fortsätzen, an denen jene subtile Ungleichheit keine so markanten Reaktionen ergeben kann. Das beim Vorwachsen an der Aussenseite der Seitenplatten die segmentale Anordnung etwas verschiedene Angliosklaroblastem, so wie die ventrolateralen (Myotom) Fortsätze einer Anzahl, hinter den Schlundtaschen entstandenen Dorsalsegmente, zeigen eine lebhafte Proliferation der noch indifferenten Zellen. Das Ektoderm wird buckelig vorgewölbt und beantwortet diesen Wachstumsreiz mit lebhafter Zellvermehrung; es nützt, die ihm durch eine lokale Proliferation des Mesoderms erschlossene Wachstumsgelegenheit, reichlich aus, gelegentlich bis zum überschuss. Das Ektoderm ist nicht der «Mutterboden», sondern die Hülle, anfangs wohl auch die Stütze für die mesodermale Zellproliferation,—sicherlich eine bengende Hülle, so dass das formbildende Prinzip des Ringens mit Widerständen, der wechselseitigen Beengung auch bei der Quer- und Längegliederung des Skleroblastems, bei der Entstehung der Radien wie bei der Sonderung, Verbindung und Vereinigung der aus den Myotomfortsätzen verwachsenden Muskelknospen deutlich erkennbar ist. Das Ektoderm wirkt bei der Entstehung der Extremitäten in dieser Hinsicht als ein in seiner Bedeutung nicht zu unterschätzender Aussenfaktor. Das Tempo des Mitwachsens, die Spannung des Ektoderms kann bei verschiedenen Formen verschieden sein, sie kann lokal in verschiedenen Sektoren, z. B., in dorsoventraler und in der daraufsenkrechten Richtung verschieden sein, wobei sich

beim Wachstum, der Sonderung und Gliederung der mesodermalen Formationen mannigfaltige epigenetische Reaktionen ergeben die, z. B., zur Bifurkation des Knospenrandes führen können. Die aus den prävalentesten paramedianen Abschnitten der Neuralplatte, entspannend, vorwachsenden, Neuriten bekunden, bei ihrer stets in der Richtung geringst an Widerstandes erfolgenden Längenzunahme, jene Ungleichheit der Wachstumsenergie nicht minder deutlich, als die Derivate des Mesoderms. Ihre weiteren Bahnen und Verflechtungen ihre Beziehungen zu den mesodermalen Formationen gewinnen sie auf rein epigenetischem Wege, ebenso wie auch kein einziges Radienglied in der Keimzelle materiell determiniert ist. Wie allenthalben steht Alles zu Allem in Beziehungen gegenseitiger Abhängigkeit. Dies gilt insbesondere auch von den Gefässanlagen in der Extremitätenknospe; nicht minder deutlich kommen diese Beziehungen zwischen dem Skelet- und Muskelsystem zum Ausdrucke. Zuerst werden diese Beziehungen durch das Ringen um den beengten Raum diktiert, erst später, wenn die Zellkomplexe und -Verbände besondere differenzierende Funktionen übernehmen können, kann das Prinzip der funktionellen Anpassung zur Geltung kommen. — Ein zweites solches Extremitätenknospenpaar entsteht in der Gegend, wo die ventralen bzw. ventrolateralen Sektoren der Gastrulawand bzw. Neurulawand aufhören, sich an der Längeentwicklung des Körpers zu beteiligen, beim Ubergange zur Schwanzentwickelung, zu beiden Seiten der Kloake.

Kein einziges Wirbeltier, insb. kein Anamnier zeigt in seiner Ontogenese auch nur Spuren einer Andeutung jener hypothetischen «Seitenfalte», jenes Hauptflossensaumes und jeder Entwickelungsdynamiker wäre wohl in der grössten Verlegenheit für den gegenwärtigen Organisationszustand der Anamnier die Bedingungen zum Eintreten eines solchen Faltungsprozesses im Ektoderm anzugeben. Die Entwicklungsdynamik, als höchste kontrollierende Instanz, muss daher schon an diesen Gründen der Seitenfaltentheorie ihre Anerkennung versagen. Die beiden Extremitätenpaare treten vollkommen selbständig und frei und namentlich dei Anamnierembryonen — wohl sicherlich entsprechend dem phyletischen Erwerbe — ganz erheblich ungleichzeitig auf, indem das hintere Paar viel später entsteht, als es die Dauer der Apposition des betreffenden Rumpfabschnittes verlangen würde.

Parallel mit der Entstehung der vorderen Extremitätenknospen zeigt auch der dorsomediane Seitenplattenabschnitt, an welchem

die dorsale Wachstumsprävalenz seitlich aufhört, sich gewissermassen seitswärts verflacht, jene segmental auftretende Proliferation, die zur Entstehung der Vorniere führt. Der medial von der Abschnürungsstelle von den Dorsalsegmenten vorwachsende Seitenplattenrand bildet beim Aufeinandertreffen mit dem gegenseitigen, im dorsomedianen Stauungsgebiet, den Vornierenglomerulus aus. In dem, zwischen den beiden Extremitätenknospen, gelegenen Gebiete zeigt das Nephro- und Gonotom des paraxialentstandenen Mesoderms markante Mehrleistung — und im Fale, dass bei beengter und besonders bedrängter, höher Chorda und Mesodermfaltung der zwischenliegende Faltenfirst bei der Abschnürung ins Entoderm gerät, z. B. bei Anuren — auch die dorsale Entoderm. Sie liefert, wie in der Festschrift fur R. Hertwig von einem seiner Schüler (Kulschitzky?) gezeigt worden ist, die weibliche Keimdrüse. Aus den Angioskleroto-men und Myotomfortsätzen dieser Zwischenregion sind keine besonderen Proliferationen nachweisbar. Die Entstehung dritter Extremitätenpaare bei Wirbeltieren ist nicht deshalb nicht zu erraten weil sie überflüssig oder unnütz zur Stützung jener Seitenfalte wären, sondern weil die Ausbildung dieses gewaltigen Mesodermapparates etwa infolge einer dritten periodischen Schwankung in der Wachstumsenergie des apponierten Zellmateriales eine Leistung wäre, welche dem Teloblastem in so rascher Folge nicht zugemutet werden kann. Die Zwischenstrecke erscheint zu kurz um ein nochmaliges grösseres Erschwingen der Periodizität zu gestatten. Eher wäre im Schwanzgebiete für ferne Zeiten der phyletischen Entwickelung solches zu erwarten, vielleicht in primitiven Andeutungen sogar experimentell zu erzwingen. Für das Rumpfgebiet bietet uns die Natur genug Experimente dar: in allen Wirbeltierklassen und Ordnungen sehen wir, was in dieser Hinsicht eine Steigerung der Wachstumsenergie und damit auch der angenommenen periodischen Ungleichheit derselben bewirkt: infolge der intensiveren Aposition des mesodermalen Zellmateriales wird dessen Wachstumsdruck vergrössert, die Querfältelung steht dichter—die Segmente sind relativ kürzer, die relative Rumflänge nimmt ab, die Extremitäten werden mächtiger insb. länger. Im gegensätzlichen Falle, bei relativ trägerer Aposition muss eine längere Mesodermstrecke apponiert sein bis die zur entspannenden Querfältelung nötige Stauung zustandekommt; Die Segmente werden länger, die Rumpflänge nimmt relativ zu, trotzdem nie ein drittes Extremitätenpaar, sondern vielmher Reduktion jener Mehrleistung, Verkürzung der Keime und im extremen Falle zuerst Ausbleiben der

Entstehung der hinteren, sodann der constanter und beharrlicher auftretenden vorderen Extremität, deren Entstehung einem gesicherteren Bedingungskomlpex folgt, eine wuchtigere epigenetische Reaktion darstellt.

Die objektiv, durch deskriptive Analyse mikroskopischer Befunde wohl kaum nachweisbare, auch experimentell kaum mit wünschenswerter Exaktheit beweisbare Annahme zweier periodischer Schwankungen bei der Entfaltung des apositionellen Wachstums des Teloblastems, bzw. der Leistungsfähigkeit des aponierten Zellmateriales kann zum mindesten als Arbeitshypothese dienen und zwar nicht nur zur Deutung der groben Erscheinungen bei der Entstehung der Extremitätenknospen, sondern auch der besonderen Art und Variation dieser Vorgänge, so dass wir aus diesen epigenetischen Reaktionen gerade zu auf eine periodisch eintretende Ungleichheit jener cellulären Wirksamkeit schliessen zu müssen glauben. Diese Schwankungen können nicht nur hinsichtlich ihres zeitlichen bzw. räumlichen Eintretens, ihres Intervalles variieren—wodurch die Stellung der Extremitäten bestimmt wird, sondern vor allem hinsichtlich iher Intensität und Dauer, ferner je nachdem sie die gesamte celluläre Leistungsfähigkeit gleichmässig, oder vorwiegend das Teilungswachstum, das Tempo der Abscheidung von Knorpelgrundsubstanz, den Aufbau der Muskelfibrillen mehr oder weniger betreffen. Alles ist einzeln und insb. in der Kombination unerschöpflich variirbar und ergibt die mannigfältigsten epigenetischen Reaktionen. Ob eine Flosse lang und pfrimenförmig, oder kurz und breit, mit reicher Radienbildung entsteht, ist weder in der Onto- noch in der Phylogenese davon abhängig, wie sie «gebraucht» oder «benötigt» wird, sondern einzig und allein von der Wachstumsenergie der betreffenden Segmentderivate, nach unserer Annahme von der Grösse jener periodischen Schwankung. Maximale Schwankungen werden nur kurze Zeit andauern können, also auf weniger Segmente beschränkt sein, als im Durchschnittfalle. Aber auch die besondere Art des An- und Abschwellens jener Periodizität muss an der Extremitätenknospe zum Ausdrucke gelangen. In dem so mannigfach variierbaren Gerüste der vorwachsenden Extremität offenbart sich die unsichtbare Kurve der Ungleichheit der Wachstumsenergie des teloblastisch aponierten Zellmateriales. Die Radien der Selachierflosse, z. B., erscheinen uns in ihrer verschiedenen Längenausdehnung gewissermassen, als die Ordinaten dieser Kurve. Wir beachten in Rabls Schemen nicht die

fiktiven Hauptflossensäume, zu deren Stütze die mesodermalen Formationen entstanden sein sollen, sondern lediglich das Abschwellen der Radienbildung gegen den Hinterrand der Brustflosse und das correspondierende congruente allmähliche Anschwellen am Vorderrande der Afterflosse. Daraus ist zu entnehmen, dass in diesem Falle jene periodische Schwankung mit erheblicher Intensität eingesetzt hat (markanter Vorderrand der Flosse), dann aber allmählich abgeklungen ist. Dann verflacht sich die Wellenlinie um in der Afterregion allmählich anzusteigen und dann rasch, wenn auch nicht so markant und effektiv, wie am Vorderrande der Brustflosse, abzufallen. Die Uni- bzw. Biserialität ist als eine Kurvenlinie zu betrachten, die in ihrer Detailausführung unerschöpflicher Variation fähig ist und minutiöseste Varianten cellulärer Wirksamkeit zum Ausdruck bringt. Bei den Keimlingen terrestrischer Wirbeltiere scheint die Kurve durchgehends an beiden Extremitätenknospenpaaren gleichsinnig abzulaufen und grössere Intensität der cellulären Leistungsfahigkeit am aufsteigenden Schenkel zu bekunden, am absteigenden Schenkel herrscht grössere Beharrlichkeit der Wachstumsenergie. Der hintere (ulnare) Rand der vorderen Extremität der daktylopoden Wirbeltiere entspricht dem hinteren (fibularen) Rande der hinteren Extremität. Wir werden uns davor hüten, diese Verhältnisse in ofener oder versteckten Form teleologisch zu deuten. Diese Variante muss ganz blindlings d. h. ohne jede Rücksicht auf ihre ev. Verwendbarkeit und besondere Brauchbarkeit erworben worden sein. Der übergang von Wasser- zum Landleben hat so bedeutsame und nachhaltige Veränderungen im Gesamtstoffwechsel und insb. im formativen Stoffwechsel der Keimlinge, in der Intensität, Beharrlichkeit und Mannigfaltigkeit der cellulären Leistungsfähigkeit der Keimzelle, sowohl hinsichtlich des Teilungswachstumes, wie der diferenzierenden Produktivität mit sich gebracht, dass eine Abänderung des besonderen Verlaufes jener Kurve der Periodizität zu erwarten ist. Auf solche Weise konnte sprunghaft, wie mit einem Schlage ein vollkommen neuer Typus der Extremitätenknospe entstehen, es können aber auch Übergangsformen vermittelnde epigenetische Reaktionen bei der Entstehung der Extremität ergeben. Die Mannigfaltigkeit der Bedingungen des Milieus hat so dann beim Ausbau der Extremität die Mannigfaltigkeit der wechselseitigen funktionellen Anpassung der Komponenten in der strengen Abhängigkeit ihres formativen Stoffwechsels von den an ihn gestellen Anforderungen und ferner von den Aussen-

bedingungen und Gebrauchsmöglichkeiten ergeben. In einer langen— und immer länger werdenden Periode des Erwerbes, der Entstehung dieser Formationen war aber die räumliche Anpassung beengt, mit einander ringend vorwachsender, noch funktionloser Zellkomplexe die einzige Möglichkeit zur Ofenbarung der cellularen Mannigfaltigkeit der Keimzelle.

C. Rabl nimmt an, dass sich die pentadäktyle Extremität aus oligodaktylen Vorstufen entwickelt habe, wie sie Proteus und Amphiuma zeigen und weist insb. darauf hin, dass in der Ontogenese dieser Formen keine Reduktion einer Mehrgliedrigkeit des Skelets stattfindet, sondern jene Einfachheit des Skeletbaues vollkommen primär auftrete. Auch dieser Hypothese muss der Entwickelungsdynamiker seine Zustimmung versagen. Wer je die flinken, schlängelnden Bewegungen vom Amphiuma gesehen und beobachtet hat, wie pfeilschnell die Tiere auf einen Futterbissen losstürzen, wird zu geben, dass diese Tiere auf den Gebrauch ihrer, wie Stummel, erscheinenden Extremitäten (namentlich bei gut gefütterten Exemplaren) durchaus nicht angewiesen sind. Man möchte sagen, sie gebrauchen ihre ganz rudimentär erscheidenden Extremitäten bei ihren plumpen, ganz und gar unzugänglichen Kriechbewegungen, etwa so wie der Mensch einen leichten Spazierstock. Für die Hauptart der Fortbewegung, die in gleich schlängelnder Weise erfolgt, wie bei apoden Wirbeltieren kommen die Extremitäten überhaupt nicht in Bertacht. Sie für den Erwerb der Extremitäten terrestrischer Formen, als Vorbild zu wählen, muss schon von diesen grob biologischen Gesichtspunkten aus sehr gewagt erscheinen. In entwickelungsdynamischer Hinsicht ist in erster Linie einzuwenden, dass diese Formen auffallend langgestreckten Rumpf und kurze Schwänze aufweisen sich also auch darin von aquatischen, flossentragenden Verfahren der terrestrischen Formen wesentlich unterscheiden. Wie bereits oben dargelegt wurde, weist dies darau hin, dass die Segmentierung in längeren Intervallen erfolgt und das Teloblastem früher seine apositionelle Tätigkeit einstellt. Dies bedeutet eine dem biologischen, insb. ökologischen Verhalten dieser Tiere vollkommen entsprechende Minderleistung, denn je grösser der Wachstumsdruck, die Stauung in aponierter Mesoderm ist, muss rascher werden die entspannenden Querfaltungen einander folgen, muss schmäler werden, die Segmente (innerhalb gewisser Grenzen) und umgekehrt. Bei Tieren mit so trägem formativem Stoffwechsel werden auch jene periodischen Ungleichheiten an Intensität abnehmen, die Extremitäten werden kleiner und in ihrer Funktionsfähigkeit einge-

schränkt [1]). Dies sind aber durchaus sekundäre Erscheinungen. Wir sind wohl zur Annahme berechtigt, dass die Urformen der pentadaktylen Wirbeltiere vollwertig ausgebildete und funktionierende Extremiteten besessen haben und dem, im Devon fast über die ganze Erde verbreiteten Ceratodus, auch in ihren Körperproportionen ähnlich waren. Der Ubergang zum Landleben, zur Lungenahtmung hat den formativen Stoffwechsel wahrscheinlich schon in einer kurzen Generationsfolge erheblich beeinflusst und damit auch die Intensität und Ausdauer, die Schwankungen der Wachstumsenergie die qualitativen und quantitativen Verhältnisse der Knorpelabscheidung die Vascularisation und Ernährung der Knorpe u. s. w. Alle diese Abänderungen müssen die besondere Art der Längs- und Quergliederung das Auftreten der Verknorpelungsherde im chondroblastischen Gewebe, die spezielle Form der Radienbildung beinflussen, so dass die Form der Ceratodusflosse eingreifend und wahrscheinlich sprunghaft verändert erscheint. Es ist daher aus entwickelungsdynamischen Gründen anzunehmen, dass vollwertige Urformen der Pentadaktylen mindestens vier, wahrscheinlich bereits fünf Radien und einen etwa fünf- bis sechsgliederigen Carpus oder Tarsus besessen haben. Die regenten Oligodaktylen können in ihrer Ontogenese diese grössere Radienzahl, die reichere Gliederung des Carpus und Tarsus nicht wiederholen, weil die Reduktion ihres formativen Stoffwechsels dies unterbunden vereitelt hat. Ebenso widerspräche es ganz den entwickelungsdynamischen Prinzipien, wenn wir erwarten oder gar fordern würden, dass die Olygodaktylen in ihrer Ontogenese die Entstehung eines kürzeren Rumpfes und längeren Schwanzes, wie ihn aquatische Vorfahren zweifellos besassen, wiederholen sollten. Die Extremitäten der Pentadaktylen weisen daher auf Grund entwickelungsdynamischer Erwägungen keine primitiven Merkmale auf und sind wegen ihrer reduzierte Einfachheit keineswegs geeignet als Urbild und Ausgangspunkt der Pentadaktylie su gelten.

---

[1]) A priori ist auch noch eine andere Erscheinungsweise möglich: die Segmentierung erfolgt in gleicher Weise, wie bei der Durchschnittsform, das Intervall zwischen den beiden periodischen Schwankungen wird grösser, das Ausmass der Schwankungen selbst gerniger. Daraus würd ein langgestreckter Rumpf mit grösserer Segmentzahl resultiren, auch die Segmentzahl des Schwanzes kann in diesem Falle eine sehr anschnliche werden. Die Aposition würde in diesem Falle beharrlich, längere Zeit, aber gleich mässiger, mit Einschränkung des Ausmasses der periodischen Schwankungen und infolge dessen mit geringerer Intensität bzw. Energie erfolgen. Diese Besonderheit kann nicht so deutlich an den Segmenten selbst wie bei der Extremitätenbildung erkannt werden.

Das frühzeitige Erlahmen der apositionellen Tätigkeit des Teloblastems, die Reduktion der Schwanzbildung bei Cheloniern, Vögeln und vielen Säugern ist in entwickelungsdynamischer Hinsicht anders zu beurteilen, als bei Anamniern. Das Teloblastem ist nicht vascularisiert. Wenn auch die paarigen Aorten bei vielen Formen eine ansehnliche Strecke über ihr je weiliges Ursprungsgebiet distalwärts vorwachsen, so erreichen sie dennoch nie das Teloblastem, das hintere unsegmentierte Mesodermgebiet. In wie weit die Umgebung der Schwanzknospe, deren formativen Stoffwechsel unterhalten kann, lasst sich wohl schwer ermitteln, jedenfalls ist dieser terminale Wachstumsherd bei seiner gewaltigen Proliferation vorwiegend und auf sich selbst angewiesen. Wie lange das Zellmaterial unter solchen Umständen zu proliferieren vermag, gehört zu den Artcharakteren der Keimzelle. Frühzeitiges Erlahmen muss nicht immer ein Zeichen eines besonders komplizierten, sehr anspruchsvollen formativen Stoffwechsels sein, doch trifft dies bei hoher und hochstehenden Formen sicher— schon hinsichtlich des erhöhten Sauerstoffbedarfes zu. Eine solche Einschränkung der teloblastischen Tätigkeit bedeutet aber eine gewisse Oekonomie der Aposition, eine Sparung cellulärer Potenzen und diese kann dem aponierten Materiale hinsichtlich seiner weiteren Leitungsfähigkeit zu gute kommen. Das Zellmaterial erscheint gewissermassen unverbraucht, der formative Stoffwechsel kann den an ihn gestellten Anforderungen im höheren Grade genügen. Dies kommt vor allem den hinteren Extremitäten zu gute, die in funktioneller Anpassung weiter ausgebaut, kräftiger gestaltet werden. Dadurch könnte bei den höchststehenden Formen der Erwerb des aufrechten Ganges begünstigt werden. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, dass eine mächtiger entwickelte hintere Extremität nicht auch lediglich als Effekt funktioneller Anpassung entstehen kann.

Es erübrigt noch, auf das Verhalten der unpaaren Flossen hinzuweisen, welche in ihrer Zahl, Grösse und räumlichen Anordnug eine grosse Mannigfaltigkeit zeigen. Rabl citiert Günthers Angabe, dass bei Pölypterus zwischen 8 und 18 Flösschen bestehen abgesehen von der Schwanz-und Afterflosse. Bei Scombriden können hinter der zweiten Rücken-und hinter der Afterflosse noch 8—10 Flösschen sitzen. Die Entstehung dieser Formationen kann der Effekt zahlreicher, aber minutiösester Schwankungen sein, mit denen die n. E. zur Extremitätenbildung führende Periodizität gewissermassen ausklingt. Diese Schwankungen sind so geringgradig, dass sie nur am Skleroblastem, also den der Mesodermabschnürungstelle zunächst gelegenen

prävalenten Mediankanten der Dorsalsegmente, bzw. dem ihnen entstammenden sich allenthalben ausbreitenden Zellmateriale im dorsomedianen Vereinigungsgebiete sich äussern. Weder an den dorsalen noch an den ventralen Myotomfortsätzen sind. Ungleichheiten nachweisbar. Daneben kann noch eine andere Kurve verlaufen, welche einer Periodizität der Segmentbildung, also einer ganz speziellen Art cellulärer Tätigkeit, einer bestimmten, einzelnen Komponente des formativen Stoffwechsels entspricht und gemäss der Mannigfaltigkeit der betreffenden cellulären Werte und Verrichtungen, sowohl in quantitativer, wie qualitativer Hinsicht der Segmentierung eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der epigenetischen Reaktionen ergiebt.

Das Prinzip der Periodizität cellulärer Wirksamkeit ist sowohl in entwickelungsdynamischer, wie insb. in vererbungsdynamischer Hinsicht von der grössten, von unabsehbarer Bedeutung und Tragweite. Solche periodische Schwankungen können das volle artgemässe Repertoire der cellulären Wirksamkeit oder nur einzelne Komponenten, einzelne celluläre Wirkungsweisen betreffen. Sie können den gesamten Zellenstaat oder nur einzelne besonders markante Proliferationstellen betreffen. Der Effekt hängt davon ab, in welchem Zeitpunkte der Entwickelung sie eintreten. Bald durchläuft das eine oder das andere Keimblatt, diese oder jene primitive oder sekundäre etc. Sonderung oder Vereinigung eine leicht beeinflussbare kritische Phase, in welcher ein Mehr- oder Minder der Teilungsenergie, des Teilungswachstumes oder der differenzierenden Produktivität markante epigenetische Reaktionen von grosser prospektiver Bedeutung ergeben kann. An vielen Stellen, bei ganz eindeutig bestimmten, stabilen oder indifferenten Wachstumslagen wird eine solche Periodizität gang belanglose, vielleicht gar nicht nachweisbare momentale, flüchtige Erscheinungen ergeben, die alsbald wieder vollkommen ausgeglichen, verwischt werden. Genau dieselbe Besonderheit cellulärer Wirksamkeit kann an anderen kritischen Stellen. in labilen Situationen ganz neue Entwickelungsmöglichkeiten und- richtungen eröffnen, neue Entwickelungswege erschliessen, die a p r i o r i ebenso gut zur Entstehung äussertst vorteilhafter Formationen wie bedrohlicher Missbildungen führen können. In den verschiedenen Wachstums- und Differenzierungslagen werden die jeweils verwendbaren cellulären Wirkungsweisen so bestimmt ausgelesen, dass damit der Entfaltung jener Produktivität ganz bestimmte Wege vorgezeichnet sind und jene Wirksamkeit infolge der lokalen Verhältnisse nur einseitig entfaltet werden kann. Es ist aber auch mög-

lich, dass besonders celluläre Wirkungsweisen schon von vornherein von periodischen Schwankungen leichter und intensiver beeinflusst werden als andere, sei es dass sie infolge ihrer subtileren Eigenart rascher darauf reagieren und mehr aussprechen, oder im Zellenleben eine dominierende und desshalb leichter offizierbare Rolle spielen.—Alle diese Einzelheiten und Besonderheiten insb. die Intensität und der Zeitpunkt des Eintretens periodischer Schwankungen müssen in der Keimzelle in cellulären Werten festgelegt sein und von beiderlei Geschlechtszellen beeinflussbar sein. In wie weit die einzelnen Komponenten des cellulären Organismus bei dieser Determination mehr oder weniger in Wirksamkeit treten, ist hier nicht näher zu erörtern. Keinesfalls kann ein Bestandteil z. B. ein Chromosom oder das Centrosoma allein der Träger dieser Eigenschaft sien. — Wenn dereinst die cellulären Verrichtungen beim Teilungswachstum und der differenzierenden Produktivität, bei der Abscheidung der einzelnen Produkte so wird aufgeklärt sein werden, dass der formative Stoffwechsel für jede einzelne Komponente cellulären Schaffens analysiert ist, dann wird das Prinzip der Periodizität ein Erklärungsprinzip werden können, insoweit eben «Erklären» bedeutet: begreiflich machen. Bis dahin wird es als eine Arbeitshypothese bei der Deutung sehr vieler vielleicht unabsehbar vieler Vererbungserscheinungen gute Dienste leisten können.

О происхождении конечностей позвоночных.

Этюд по динамике развития.

Проф. А. Грейль (Инсбрук).

Резюмэ.

К. Рабль считает, что возникновение только двух пар парных плавников из двух боковых кожных складок тела предков позвоночных есть результат приспособления к функции поддержания равновесия тела животного; многообразие форм парных плавников, а именно существование плавников: 1) богатых лучами, 2) имеющих небольшое число лучей и 3) состоящих из одного луча, объясняется, по его мнению, на основании того же фактора. Эти три главных формы плавников, по Раблю, возникли как результат приспособления к жизни на разных глубинах: форма и функция шли всегда рука об руку.

По мнению автора, органы возникают вследствие эпигенетической эволюции клеточного многообразия; способы, посредством которых данный организм приспособляется к специальной функции, играют при этом второстепенную роль: возникновение двух пар плавников и многообразие их формы должны быть объяснены из законов роста тела позвоночных в длину.

На основании динамики развития приходится отвергнуть самое существование гипотетической боковой складки у предков позвоночных; форма плавников, длинная и веретеновидная или короткая и широкая, зависит не от усиленной функции или от неупотребления этих органов, но исключительно от энергии роста дериватов соответствующих сегментов тела животного, т.-е. от величины периодических колебаний энергии роста.

Третья пара конечностей у позвоночных не возникла не потому, что она была излишня или бесполезна для поддержания боковой складки, а потому, что для ее развития потребовалось бы третье периодическое колебание энергии роста клеточного материала, которого нельзя предположить в такой быстрой последовательности. Этого скорее можно ожидать при эволюции хвостового плавника. Пятипалая конечность наземных позвоночных развилась из конечностей типа Ceratodus.

Автор считает, что его «принцип периодичности энергии клеточной деятельности» имеет очень большое значение как для механики развития организмов, так и для динамики наследственности, но что в данное время этот принцип является лишь рабочей гипотезой.

Нефридиальная система Polycirrus albicans.

Л. А. Зенкевич.

(Из Зоологического Музея 1-го Московского Государств. Университета.)

(С 11-ью рисунками в тексте.)

Материалом к данной работе послужили, во-первых, сборы, сделанные автором на Мурманской Биологической Станции в 1914 году, во-вторых, препараты И. И. Месяцева [1]) к его работе по созреванию половых продуктов у Polycirrus albicans, которые он любезно предоставил в мое распоряжение.

Среди Sedentaria семейство Terebellidae далеко не проявляет тех крайних черт полиморфизма в нефридиальной системе, которые характерны хотя бы для Serpulimorpha и дают среди самой группы разные степени специализации различных отделов нефридиальной системы. Наши Polycirridea и Ampharetea могут быть примером однообразной, мало расчлененной нефридиальной системы. Наоборот, Amphitritea дают систему полиморфизированную.

Нормально на долю нефридиальной системы падают две задачи: выведение наружу продуктов обмена и выведение половых продуктов; при крайней степени специализации задние нефридии теряют экскреторные функции, а передние—половые. Степень расхождения этих двух функций определяет характер данной нефридиальной системы и наибольшее свое выражение получает у форм, наиболее приспособившихся к сидячей жизни.

В первую очередь д и ф ф е р е н ц и р у е т с я с п о с о б н о с т ь к в ы в е д е н и ю п о л о в ы х п р о д у к т о в: так у Pol. albicans три передние пары нефридиев половых функций не несут. Зато с п е ц и а л и з а ц и я в н а п р а в л е н и и в ы д е л и т е л ь н ы х ф у н к ц и й выражена у Pol. albicans очень слабо и сказывается только в

[1]) Выражаю ему глубокую благодарность, а также администрации Мурманской Станции.

несколько больших размерах трех передних пар нефридиев. У некоторых других Terebellidae (например, Amphitritea) задние нефридии совсем теряют выделительные функции. Затем происходит сокращение числа самих нефридиев, при чем этот процесс может совершаться двумя путями. Или уменьшение числа нефридиев идет в брюшном отделе сзади наперед, как это имеет место у Polycirrus, или одновременно сзади наперед в обоих отделах тела, в грудном и брюшном; при крайней степени процесса сокращения нефридиев в грудном отделе остается лишь одна передняя пара грудных нефридиев и несколько в первых брюшных сегментах (Serpulimorpha).

Тело Polycirrus можно разделить на грудь и брюшко, а грудной отдел, в свою очередь, делится на две части специализированным первым диссепиментом, так наз. диафрагмой. Преддиафрагменный отдел состоит из пяти передних сомитов тела, из которых нефридиями

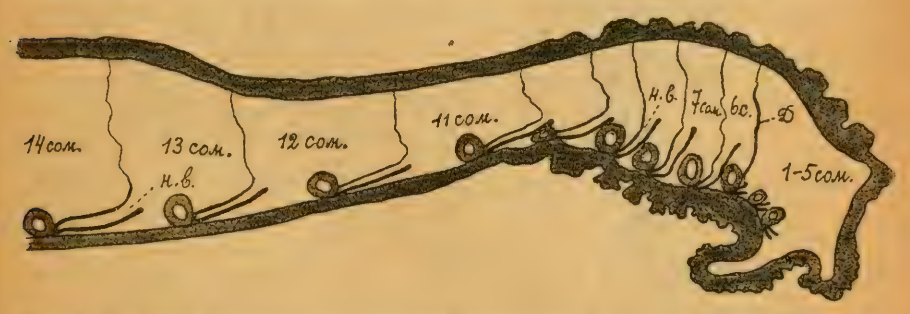


Рис. 1. Продольный разрез через передний конец тела Polycirrus albicans. *Д.*—диафрагма, *н.в.*—нефридиальная воронка.

снабжены 3, 4 и 5 сегменты. Эти нефридии несут только экскреторные функции. В задиафрагменном отделе к экскреторной функции добавляется и половая (рис. 1). В связи с этим следует отметить присутствие у самок особых образований вокруг нефропоров в задиафрагменном отделе. Нефропоры трех передних пар нефридиев у самцов и у самок одинаковы. Вокруг нефропоров от 4 до 11 пар нефридиев; у самок эпидермис разрастается в образование, имеющее вид яблока, и образует комбинированную муциновую железу, продукты выделения которой одевают выходящие наружу яйца слизью. Железы хорошо видны снаружи и дают возможность по внешнему виду установить пол червя. (Случаи наружного полового диморфизма у полихет весьма редки.) Отдельные клетки железы расположены веером, сильно вытянуты, вся внутренняя их часть выполнена слизью. Снаружи железа одета под кутикулой густой сетью мышеч-

ных волокон, отходящих от кольцевой мускулатуры. При сокращении мышечного чехла в сторону нефропора выдавливается слизь. В сторону нефропора часть клеток железы имеют характер мерцательных клеток, у самого же нефропора железа покрыта только толстой кутикулой, под которой находится как бы резервуар для слизи. Кутикула вся пронизана поперечными каналами, отверстия их на поверхности дают впечатление пчелиных сот.

Число нефридиев у Pol. albicans равно 11-ти парам; 1-ый нефридий соответствует 3-му сомиту тела, последний 13-му. 3-я пара, соответствующая 1-му диссепименту (диафрагме), сильно вытянута и достигает 8-го сегмента, остальные более или менее одинаковы по размерам. Следующая табличка показывает число и расположение нефридиев в теле различных Polycirridea:

Название червя	Передняя камера груди					Задняя камера груди								Общ. число нефрид.
	Сомиты					Сомиты								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Polycirrus hematodus.	»	»	1	1	1	1	1	1						6
» » caliendrum.	»	»	1	1	1	1	1	1						6
» » aurantiacus.	»	»	1	1	1	1	1	1	1	1				8
Amaea trilobata . . .	»	»	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		10
Polycirrus albicans. .	»	»	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	11

Число 11 непостоянно для нашего объекта. Очень часто из последней, 11-ой пары, остается лишь один нефридий, редко исчезают оба, иногда кроме 11 пар появляется еще один нефридий на 14-ом сомите. Таковые явления имеют широкое распространение среди полихет и гефирей. У Amphitrite rubra две задние пары нефридиев очень непостоянны и дают различные комбинации в появлении и исчезании того или другого из них. Иногда последние нефридии маленькие, состоят из одного наружного колена, только нефростом развит всегда хорошо (рис. 2).

Нефридий полицирруса нормально представляет из себя двуколенную трубку, открывающуюся внутрь тела нефростомом, а наружу нефропором. Оба колена тесно прижаты друг к другу, так что и нефростом и нефропор оказываются оба на одном конце ор-

гана. Состоит нефридий из нефростома, его шейки с лимфоидной железой, внутреннего колена, наружного колена и нефропора с придаточными частями.

Пучки трансверзальных мышц отгораживают нефридиальный отдел полости тела, не образуя сплошной перегородки. Они отходят от кольцевой мускулатуры, по бокам нервного тяжа, и идут к боковым линиям, где вновь сливаются с кольцевой мускулатурой (рис. 3). Свободные концы нефридиев часто между волокнами трансверзальной мускулатуры проникают в общую полость тела и через центральные отверстия в диссепиментах в следующие сегменты.



Рис. 2. Непарный задний нефридий Polycirrus albicans.

Как указывалось выше, диафрагма делит полость груди червя на две камеры. Диафрагма — это первый и при этом специализированный диссепимент. Устройство ее довольно сложно. По мнению Мейера, диафрагма настолько плотна, что половые продукты не проникают через нее в передний отдел груди. Мне не раз приходилось видеть спермиев впереди нее, а также в полости щупалец и губы. Как они туда проникают и какова их дальнейшая судьба, я затрудняюсь сказать. В верхней и боковых частях диафрагма, как и всякий другой диссепимент, состоит из двух слоев перитонеума с соединительнотканной прослойкой между ними; вся же средняя и нижняя части диафрагмы имеют между перитонеальными слоями толстый слой мышц, соединяющихся внизу с продольной мускулатурой. Под кишкой, вперед от диафрагмы, отходит мышечный тяж, соединяющий диафрагму с мускулатурой стенки тела. Этот своего рода ретрактор

подтягивает диафрагму, так что она сильно выступает вперед, образуя вокруг кишки подобие мешка (рис. 4). Сокращение мускулатуры самой диафрагмы должно выпрямлять ее. Мышечные волокна расположены по диафрагме кольцеобразно. Мейер считает диафрагму аппаратом, меняющим давление в передней камере груди. Справедливость такого взгляда подтверждается описанным мною ретрактором.

Остальные диссепименты отличаются от диафрагмы отсутствием широкого мышечного слоя и большим отверстием по срединие. Через него проходит кишка и некоторые из передних нефридиев. Края диссепимента по отверстию завернуты назад и обра-

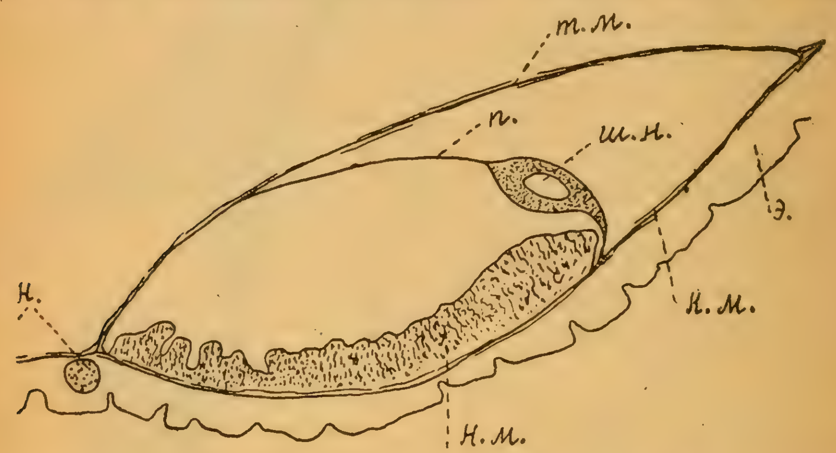


Рис. 3. Поперечный разрез тела Polycirrus albicans. *К.М.*—кольцевая мускулатура, *Н.*—нервная система, *Н.М.*—нейральная продольная мускулатура, *п.*—подвесок, *т.м.*—трансверсальная мускулатура, *ш.н.*—шейка нефростома, *э.*—эпидермис.

зуют толстый кольцевой валик, в который включены кольцевой кровеносный сосуд и кольцевой пучек мышечных волокон. Валик под кишкой значительно толще, нежели над кишкой. Существенное различие между диафрагмой и следующими диссепиментами обнаруживается также и в расположении мерцательных клеток: 2—13 диссепименты покрыты почти по всей передней поверхности (за исключением краев) мерцанием, тогда как диафрагма мерцания совсем не имеет, за исключением верхней и нижней губ нефростома. Это дает нам право сделать вывод, что огромное мерцательное поле 2—13 диссепиментов есть добавочный аппарат к выведению половых продуктов. У других Terebellidae диссепименты подвер-

гаются гораздо более значительной редукции или даже совсем исчезают (напр. у Amphitritea). В этом отношении Polycirrus наиболее примитивен из всего семейства. При подробном рассмотрении нефридия мы остановимся на следующих частях:

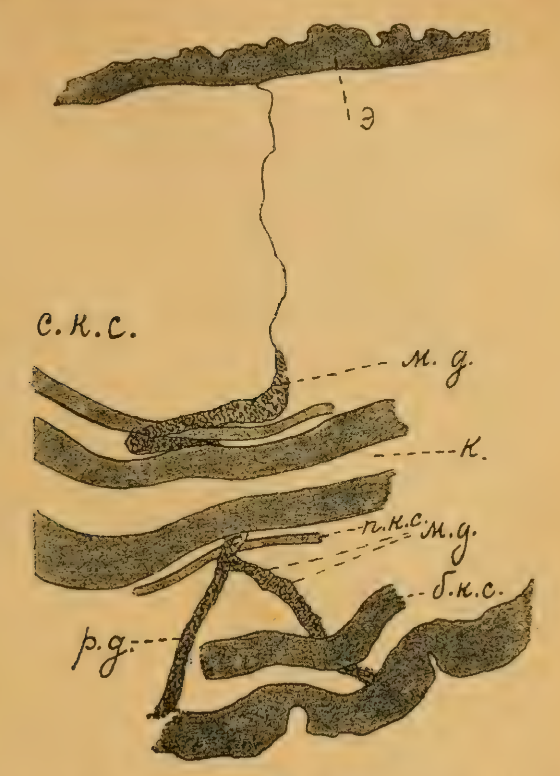


Рис. 4. Часть продольного разреза через тело Polycirrus albicans. *б.к.с.*—брюшной кровеносный сосуд, *к.*—кишечник, *м.д.*—мышечный слой диафрагмы, *п.к.с.*—подкишечный кровеносный сосуд, *р.д.*—ретрактор диафрагмы, *с.к.с.*—спинной кровеносный сосуд. *э.*—эпидермис.

a) нефростом;

b) мерцательное поле диссепиментов как добавочное к нефростому образование;

c) шейка нефростома с добавочной железой;

d) подвесок нефридия;

e) внутреннее колено;

f) наружное колено;

g) выводной канал.

Нефростомы двух первых пар нефридиев не имеют диссепиментов и этим отличаются от остальных (рис. 1). По аналогии с Polymnia nebulosa можно думать, что диссепименты появляются на личиночных стадиях, но затем исчезают. 3-я пара нефростомов отличается от двух первых присутствием диссепимента (диафрагмы), с которым связана верхняя губа нефростома. Размеры же нефростомов, форма и границы у трех первых пар совершенно одинаковы, что вызывается и их физиологическим тождеством. Начиная с 4-го, нефростомы значительно увеличиваются в размерах (рис. 1). Верхняя и нижняя губы образуют щелевидный нефростом, в виде сильно сплюснутой воронки, при чем у двух первых пар нефридиев обе губы свободны в полости тела, у третьей же и у остальных верхняя губа подвешена на диссепименте. Эти обе губы образованы высокими мерцательными клетками, с прекрасно выраженными конусами, доходящими до базальной мембраны. Переход высоких клеток эпителия верхней губы в целотелий весьма резок. Нефростомы 4—11-ой пар одинаковы по размерам и захватывают мерцательными клетками почти всю переднюю поверхность диссепимента. Это мерцательное поле морфологически и физиологически должно считаться за часть нефростома и может быть названо внешним нефростомом, в противоположность внутреннему нефростому, образованному собственно верхней губой. Обе части довольно резко отделены друг от друга. Внешняя часть нефростома состоит из очень своеобразных мерцательных клеток. Клетки эти сильно вытянуты в длину, имеют несколько таблитчатую форму и несут мерцательные волоски с большей боковой стороны. Шейка нефростома выстлана кубическим эпителием, переходящим постепенно в эпителий внутреннего колена.

Нефростом, шейка его и передняя часть тела нефридия укреплены особым образованием, так называемым подвеском. На рис. 3 изображен поперечный разрез через шейку нефростома, подвесок и слой трансверзальных мышц. Подвесок, как показал Ливанов, представляется вполне гомогенным тонким листком и образован галлертной тканью. Отходит подвесок от самого верхнего края нейральной мускулатуры, делает дугу и соединяется с трансверзальной мускулатурой, вблизи нервного тяжа. Подвесок в целом имеет вид тонкого согнутого листка, идущего вдоль тела червя и образующего с трансверзальными мышцами острый угол. Подвесок включает в себя отдельные мышечные волокна, принадлежащие перитонеальной оболочке (целотелиальные волокна Ливанова).

В перитонеуме, одевающем весь нефридий со стороны полости тела, включено множество таких же миофибриллей. В средней части нефридий имеет подвесок только с внутренней, нижней стороны, с другой же стороны на некотором протяжении идет часть нефридия, примыкающая к диссепименту. К шейке каждого нефридия примыкает крупная железа, производящая лимфоциты. Железа образована разрастанием специального участка перитонеума, строго локализирована и у разных представителей соответствует разным нефридиям. Напр., у Amphitrite rubra только три первые пары нефридиев несут лимфоидные железы, тогда как у Lanice Conchilega и у Pol. albicans все воронки снабжены ими. Вообще они свойственны воронкам нефридиев, сохраняющих экскреторные функции. По периферии железа отделяет свободные лимфоциты. Гистологически можно разделить всю железистую часть нефридиальной трубки на 4 отдела: внутренний, средний и наружный отделы внутреннего колена и наружное колено. Непосредственно к шейке нефростома прилежит 1-ый отдел, состоящий из высоких мерцательных клеток с еще довольно хорошо различимыми границами клеток (рис. 5). Характерной для этих клеток является широкая поперечно-исчерченная кайма (Cuticule striée) и пучки длинных жгутиков. Ядра расположены в центре клеток. Плазма в базальной части выполнена довольно крупной густой зернистостью, с зернами неправильной формы, некрасящимися и невыводящимися наружу. Это какие-то продукты переработки, неподлежащие выведению. Отложение продуктов неподлежащих выведению—явление довольно широко распространенное среди Polychaeta и Sipunculida. Дальнейшие участки железистого эпителия имеют характер синтиция; границы клеток неразличимы, расположение ядер не везде дает возможность провести эти границы. Только в выводной части, у нефропора, опять проявляются границы клеток, хотя у Pol. albicans синтиций не достигает той совершенной формы, которая указана мною для нефридия Sipunculida, однако, надо думать, нефридию вообще свойственен сентициальный характер эпителия. Следующий отдел—средний в внутреннем колене—заслуживает особого внимания, так как здесь мы находим весьма оригинальное видоизменение формы железистого эпителия (рис. 6). Клетки имеют со стороны нефридиального канала особые мешковидные впячивания, приблизительно соответствующие по числу ядрам. Впячивания в 3—4 раза длиннее своей ширины и отделены друг от друга тонкими плазматическими перегородками. в которых проходят продолжения мерцательных жгу-

тиков, образующие как бы круговую решетку вокруг впячивания. На поперечном разрезе можно видеть, что каждое впячивание окружено правильным рядом точек (перерезанные продолжения жгутиков). На препаратах нетрудно убедиться, что впячивания наполнены очень мелкой зернистостью, очевидно, это продукт, выводимый наружу. Из того, что ни в стенке нефридия, ни в просвете канала этой зернистости не наблюдается, можно сделать заключение, что зернистость есть результат фиксации, а на самом деле мы имеем дело с густым экскретом, разжижающимся в нефридиальном ка-

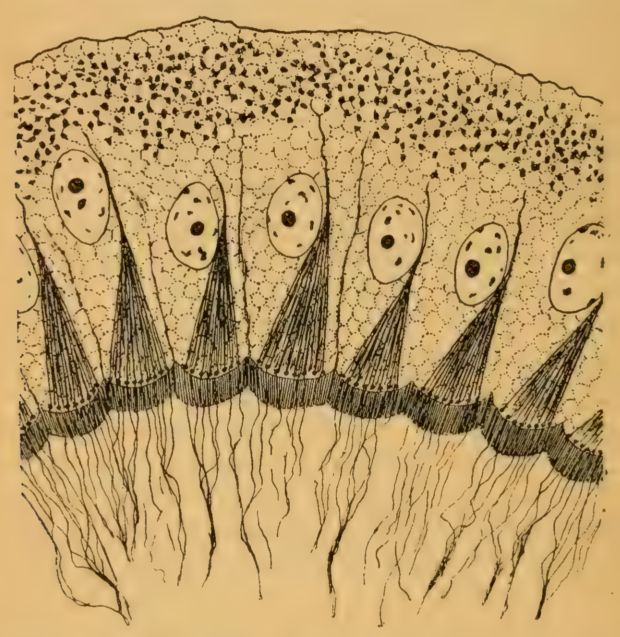


Рис. 5. Внутренний отдел внутреннего колена нефридия. Polycirrus albicans.

нале. Интересно отметить, что зернистость внутри впячиваний интенсивно окрашивается основными красками, тогда как прилежащая к впячиваниям часть эпителиальных клеток окрашивается только кислыми красками. Ядра находятся в очень тесной связи с мешковидными впячиваниями, они прилежат к дну его своей широкой стороной или особым носиком (рис. 7). Иногда ядра так плотно прилегают ко дну впячивания, а в месте соединения оболочки их так тонки, что на слабо окрашенных препаратах легко посчитать ядра за продолжения самого впячивания. Всегда в части ядра, прилегающей к впячиванию, заметно значительное скопление

зерен хроматина (рис. 7). Участие ядра в процессах экскреции несомненно. В базальной части эпителия рассматриваемого отдела имеется та же зернистость, что и в предыдущем отделе, тоже откладочного характера. Местами, в этой своей части, эпителий образует фагоцитирующий слой, выбирающий из просвета некоторые элементы, находящиеся в полостной жидкости. Передние нефридии характерны значительно меньшим количеством мешковидных впячиваний, но у них взамен этого развит фагоцитирующий слой, получающий особенно сильное развитие в части, прилежащей к шейке нефростома.

Следующий отдел во внутреннем колене—наружный, служит переходом к наружному колену, так же как и первая половина наружного колена. Здесь

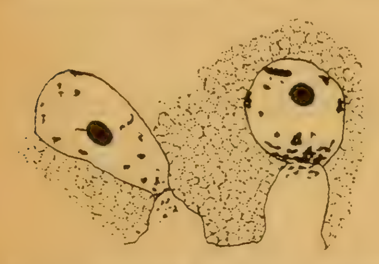


Рис. 7. Расположение ядер у впячиваний внутренней стенки внутреннего колена нефридия Polycirrus albicans.

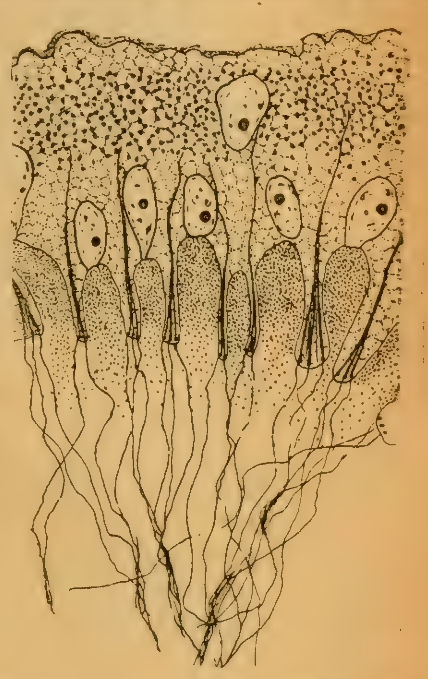


Рис. 6. Внутреннее колено нефридия. Polycirrus albicans.

сохраняются мешковидные впячивания, но на-ряду с ними появляются вакуоли, которые дальше делаются господствующими и занимают большую часть стенки нефридия (рис. 8). На-ряду с этим совершенно исчезают пальцевидные впячивания. Вакуоли этого слоя внеклеточные, и многие из них открываются узким отверстием в просвет канала. Такое значительное увеличение поверхности способствует несомненно происходящему здесь процессу отсасывания излишних жидких элементов содержимого нефридия. К концу этого канала экскреторные массы приобретают значительную плотность. Вообще процесс обратного отсасы-

ванія излишних жидких элементов должен иметь в нефридии Polychaeta значительное место, аналогично этому процессу у позвоночных.

Что касается плотных конкрементов, выводимых наружу или отлагаемых в стенке нефридия, то они у Pol. albicans не получают ни того разнообразія, ни тех размеров, как у Sipunculidae (Зенкевич), Mollusca (Крагельская) и Capitellidae (Eissig). Здесь это очень мелкие зерна, неправильной формы, однообразного типа. Выведение плотных элементов в просвет нефридия из его стенки совершается путем выделения вакуоль, в которые они и включены. Можно думать, что это обычный тип выведения из нефридиального эпителия твердых элементов. У Polycirrus пузырьки отделяются только в наружном колене, и соответственно этому в эпителии его почти не наблюдается зернистости. Наоборот, во внутреннем колене зернистость носит откладочный характер и не происходит образования экскреторных пузырьков.

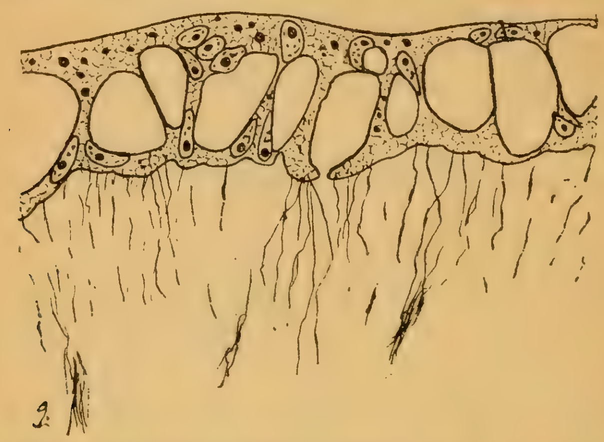


Рис. 8. Наружное, вакуолистое, колено нефридия Polycirrus albicans.

Нефридий способен к перистальтическим сокращениям, при чем перистальтическая волна пробегает по органу от слепого, свешивающегося в полость тела конца к тому, где расположены нефростом и нефропор. Такой перистальтический толчок должен вытолкнуть наружу через нефропор содержимое наружного колена и обратно в полость тела—содержимое внутреннего колена. Еще у Sipunculidae я показал, что внутреннее колено нефридия исполняет роль органа, очищающего полостную жидкость таким образом, что выталкивает свое содержимое после очищения обратно в полость тела и захваты-

вает новую порцию. Так же как и у Pol. albicans стенка внутреннего колена была набита откладочными продуктами отброса, а наружное их не имело, так как выводило их наружу. Различные вещества попадают в нефридий или через нефростом, или через стенку нефридия. И в том, и в другом случае лейкоциты играют крупную роль: они во множестве активно проникают и через нефростом, и прямо сквозь стенку нефридия. На конкретном случае мы увидим дальше яркую картину их работы. В момент диастолы, через нефростом устремляется в полость нефридия ток полостной жидкости, вместе со всеми взвешенными в ней частицами. Мерцательный эпителий нефростома и шейки его помогают в этом движении. Попав во внутреннее колено нефридия, полостная жидкость подвергается тщательной обработке, из нее выбирается эпителием нефридия все подлежащее отбросу и в виде мелких зерен откладывается в этом эпителии навсегда. Особенно деятелен в этом отношении тот фагоцитирующий слой, который выше был описан для внутреннего колена (рис. 9) и, именно, для его части, прилегающей к шейке нефростома. В наружной же части внутреннего колена идет уже в значительной мере процесс отделения эпителием жидких продуктов отброса, подлежащих выведению наружу (зернистость пальцевидных впячиваний). Эти продукты при систоле идут в хвосте тока, устремляющегося обратно в полость тела, и поэтому в нее не попадают, а при следующей диастоле эта часть содержимого внутреннего колена выносится в опустевшее наружное колено. Затем из полости тела поступает новая порция полостной жидкости, подлежащей очищению.

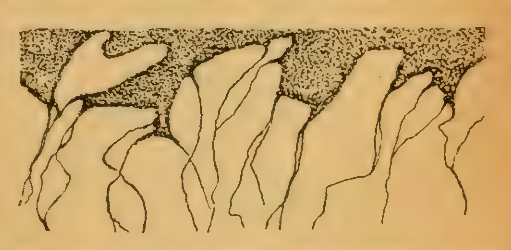


Рис. 9. Фагоцитирующий слой нефридия внутреннего колена Polycirrus albicans.

Кроме того вполне вероятны осмотические процессы через стенку нефридия прямо из полости тела.

Попавшая в нефридий масса, проникая в наружное колено из внутреннего, подвергается отсасыванию жидкого субстрата и снабжается в большом количестве пузырьками-вакуолями с плотным и жидким содержимым. При следующей систоле эта масса будет выведена наружу.

Выводной отдел наружного колена, прилежащий к нефропору, очень короток, железистый эпителий почти вплотную подходит к

нефропору. Последний участок образован кубическими мерцательными клетками, с резкими границами и правильным расположением ядер в центре. Мышечная кольцевая система образует вокруг нефропора сфинктер.

Срезы, как через передние, так и задние нефридии, поражают громадным количеством жирового вещества, включенного в виде капель в железистую ткань. Особенно богато им внутреннее колено; наружное содержит его меньше, иногда совсем свободно от него, но иногда набито им не менее, чем внутреннее. То же явление было отмечено мною для Sipunculida. Количество жира в нефридиальном эпителии указывает на значительное участие нефридиев в распределении и хранении питательных веществ в организме Pol. albicans. Физиологическая же картина образования жира совсем не выяснена. В большом количестве жир приносится лейкоцитами. Надо полагать, что в результате всей переработки нефридием той массы продуктов, которые проходят через его стенку, и происходит отложение жира, но, однако, всего этого мало, чтобы объяснить присутствие его в таком колоссальном количестве: препараты иногда невозможно было рассматривать, так как весь срез забит жиром. Между отдельными нефридиями у Pol. albicans в этом отношении различий установить не удается.

Насколько мне известно, я первый указал на это чрезвычайно интересное явление в работе о нефридии Sipunculidae.

Этот факт, вероятно имеющий широкое распространение, должен существенно изменить наш общий взгляд на нефридий как на орган, специально экскретирующий. Я уже указывал на чрезвычайное разнообразие функций нефридиальной системы Polychaeta. Помимо чисто экскреторных функций, мы находим в ней способность к фагоцитарному очищению полостной жидкости, перевариванию продуктов отброса и синтезу жира.

Насколько сложны процессы, совершающиеся в стенке нефридия, показывают случаи массовой гибели половых продуктов, которые довольно легко вызвать инъекцией или голоданием. Выведение нормально созревшей спермы наружу происходит следующим образом: нефростом совершает заглатывающие движения и проводит массы половых продуктов внутрь нефридиального канала, где происходит отсасывание лишней полостной жидкости. В нормальных случаях половые продукты не подвергаются со стороны железистого эпителия никаким воздействиям. Также относятся к ним и лейкоциты. Совсем иное, если продукты почему-либо подвергаются

гибели. Уже давно и не раз указывалось на возможность массовой их гибели в результате голодания и на то, что в таком случае на сцену выступают лимфоциты в роли очистителей тела от ненужных уже продуктов. Эти две первые стадии наблюдаются и у Pol. albicans. Начинается процесс с того, что структура сперматоцитов делается гомогенной и красятся они значительно сильнее нормального. Следом за этим фагоциты во множестве нападают на незрелую сперму и заглатывают ее в таком громадном количестве, что плазма фагоцита располагается лишь тонким слоем по периферии (рис. 10). Наполнившись продуктами отброса, фагоциты устремляются в двух направлениях: в меньшем количестве в гиподерму, куда они по-



Рис. 10. Различные стадии переваривания сперматоцитов: *1* — фагоцитами, *2*, *3* и *4*—в эпителиальных клетках нефридия.

падают активно через слой продольных и поперечных мышц. В большем же количестве—через нефростом и внутреннее колено нефридия в его наружное колено, где собственно завершается весь процесс. Попавшие в гиподерму фагоциты переваривают заглоченные продукты и затем гибнут сами, оставляя кучку неправильной формы зерен. Попавшие же в нефридий оседают во внутреннем колене лишь в очень незначительном количестве, главная же масса попадает в наружное колено. Попав в наружное колено, фагоциты пристают ко внутренней стенке, выстланной железистым эпителием, иногда образуя здесь столь массивные скопления, что просвет нефридия почти закрывается (рис. 11), а слой вакуоль оказывается отодвинутым в базальную часть эпителия. Нормально же вакуоли прилежат к внутреннему просвету. В следующей стадии лейко-

циты сливаются в сплошную синтициальную массу, а затем происходит постепенное продвижение транспортируемых лейкоцитами масс внутрь железистого эпителия. Что происходит с ядрами лейкоцитов, мне проследить не удалось, но вероятнее всего, что они гибнут. Как только фагоцит захватит сперматоцит, сейчас же начинаются первые стадии внутриклеточного переваривания (рис. 10, *2—4*). Тело сперматоцита изъязвляется полулунными выемками, все же оно заключается в вакуоль. В стенке нефридиального эпителия несколько вакуолей могут сливаться в одну большую. В вакуолях происходят дальнейшие стадии: частью растворение, частью раздробление тела сперматоцита. В результате образуются скопления очень мелких, неправильной формы зерен. Затем вакуоль растворяется и зернышки оказываются лежащими прямо в плазме эпителиальных железистых клеток. Судьба зернышек различна в зависимости от того, происходит ли образование их во внутреннем или наружном колене. Во внутреннем колене они отлагаются в плазме клеток и выведению не подлежат; из наружного колена они выводятся описанным выше способом.



Рис. 11. Поперечный разрез нефридия Polycirrus albicans *Н.К.* — **наружное колено,** *в.к.* — **внутреннее колено.**

Стало быть, с точки зрения общей экономики организма червя, не является рациональным выбросить все погибшие половые продукты наружу, подобно тому как это происходит со здоровыми и созревшими сперматозоидами. Материал погибших сперматоцитов возвращается обратно организму червя.

Итак, отправления нефридия Pol. albicans совершаются по следующей схеме. Продукты, выводимые через нефропор наружу, состоят из взвешенных в жидкой среде и не смешивающихся с ней пузырьков. Пузырьки образуются по всему каналу нефридия, за исключением его внутренней части, которая исполняет роль очистительной для полостной жидкости камеры. Пузырьки, в свою очередь, содержат жидкий субстрат с твердыми более или менее мелкими зернышками неправильной формы. Из наружного колена зернышки

выводятся наружу—эпителий этой части нефридия их не содержит; во внутреннем колене, наоборот, они откладываются в виде постоянных отложений, не подлежащих дальнейшему выведению наружу.

Вакуоли стенки наружного колена производят обратное отсасывание излишних жидких составных частей мочи, придавая тем экскреционным массам более плотную консистенцию. Продукты, перерабатываемые эпителием нефридия, поступают в него или непосредственно из полости тела, или через нефростом. И в том, и в другом случае лейкоциты играют очень существенную роль. Внутреннее колено обладает со стороны канала сильной фагоцитарной способностью. Кроме того в эпителии нефридия происходит синтез жиров. Эта сторона отправлений нефридия наименее изучена и требует целого ряда экспериментальных исследований.

В заключение мне хотелось бы исправить ошибочное мнение об отсутствии у Polycirridea кровеносной системы. Фукс, в 1907 году в специальной работе о кровеносной системе Polychaeta, о трибе Polycirridea, говорит, что она не имеет «weder Kiemen, noch Gefässe». Во всяком случае у Pol. albicans кровеносная система имеется во всех характерных для Terebellidae частях. На рисунке 4 видны брюшной, подкишечный, спинной сосуды. Также имеются и кольцевые сосуды диссепиментов.

Указатель литературы.

1. Meyer. Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapol B. 7 u. 8 1887—1888.

2. Ливанов. Пограничные образования Polychaeta. Труды Об-ва Естеств. Казан. Универ. Т. XLVI; вып. 2, 1914.

3. Зенкевич. Нефридий Sipunculidae. Днев. Зоол. Отд. Моск. Об-ва Любител. Естеств. 1916 г.

4. Fuchs. Die Topographie des Blutgefässystems der Chaetopoden. Jenaische. Zeitsch. B. 42, 1907.

Das Nephridialsystem des Polycirrus Albicans.

Von L. Zenkewitsch.

(Aus dem Zoologischen Museum der Moskauer Universität.)

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

Der Polycirrus albicans wird als Vertreter des Tribus Polycirridea durch ein einförmiges, wenig differenziertes Nephridialsystem charakterisiert (Fig. 1). Das Diaphragma teilt die Nephridien in praediaphragmale und in postdiaphragmale; erstere (3 Paare) scheiden ihre Sexualprodukte nicht aus, weshalb ihre Nephrostome und die Nephrostomhälse klein sind. Die postdiaphragmalen Nephridien sind alle auch zugleich Gonodukte. Sämtliche (2 Paar) Nephridien sind gleichmässig mit Exkretionsfunktionen versehen. Dass die (2—4) Neprhidienpaare allein fähig sind Sexualprodukte auszuscheiden bestätigt sich dadurch, dass nur den Weibchen besondere, die Nephroporen umgebende Muzindrüsen, eigen sind, deren Ausscheidungsprodukte die Eier umhüllen. Bei den drei Vorderpaaren bleiben sie aus. Die Männchen sind ohne Drüsen.

Sämtliche Nephridien sind annähernd gleich lang, mit Ausnahme des 3-ten Paares, welches etwa dreimal länger, als die übrigen ist. Das Nephridium des Polycirrus stellt ein doppelgelenkiges Röhrchen vor; beide Gelenke sind dicht aneinander gedrückt. Somit erweist es sich, dass das Nephrostom und das Nephropor an einem Ende des Organs gelegen ist, während der Nephridialleib in die Leibeshöhle hinabhängt.

Die Nephrostome der zwei ersten Nephridienpaare sind frei und hängen nicht am Dissepimente (Fig. 1), sie entsprechen dem 3-ten und 4-ten Körpersomiten. Das erste Körperdissepiment (zwischen dem 5-ten und 6-ten Somiten) entspricht dem 3-ten Nephridienpaar. Es hat sich in das sogenannte Diaphragma verwandelt und unterscheidet sich bedeutend von den nächstfolgenden Dissepimenten (Fig. 4). In der Mitte befindet sich eine dicke Muskelschicht, die unten in die Muskulatur der Leibeswand übergeht; nachvorn teilt sich ein Muskelretraktor ab, der das Diaphragma in Bewegung bringt. Das Diaphragma ist ununterbrochen, undurchdringlich und verursacht mit seinen Verschiebungen eine Veränderung des Drucks in der vorderen und in der hinteren Brustkammer. Die übrigen Dissepimente besitzen längs der vorderen Oberfläche umfangreiche Flimmerfelder,

welche die Rolle eines Zusatzapparates zum Nephrostom spielen und einen Teil desselben ausmachen; bei der Diaphragma bleiben sie aus. Diese Dissepimente besitzen keine Muskelschicht und weisen inmitten eine grosse Öffnung auf. Die Flimmerfelder werden durch eigenartige Flimmerzellen gebildet. Der Nephrostomhals und der Vorderteil des Nephridiums sind an einem sogenannten Gehänge, einem von vorn nach hinten gehenden, gebogenen Blatt befestigt, welches seinen Anfang am Oberrande der Neuralmuskulatur nimmt udn in der Nähe des Nervensystems sich mit den Transversalmuskeln verbindet (Fig. 3). Das Gehänge ist aus Gallertgewebe gebildet. Seitens der Leibeshöhle ist das Nephridium mit einem epitelialmuskelfasern reichen Peritoneum bekleidet. In hystologischer Hinsicht lassen sich im Nephridialrohr 4 Abschnitte unterscheiden: ein innerer, ein mittlerer und ein äusserer Abschnitt des Jnnengelenks und ein einförmiges Aussengelenk. Der 1-te Abschnitt folgt unmittelbar nach dem Nephrostom und besteht aus hohen Flimmerzellen mit gutunterscheidbaren Grenzen (Fig. 5). Weiter folgt das Sintitialgewebe. Für den 2-ten Abschnitt ist eine Schicht fingerförmiger Einbuchtungen seitens des Nephridiallumens charakteristisch; die Flimmerflagellen gruppieren sich um die Einbuchtungen herum (Fig. 6). Die Kerne liegen dem Boden der Einbuchtungen an und spielen eine wesentliche Rolle in den Lebensfunktionen der Zellen (Fig. 7). Beide Abschnitte werden in den 3 ersten Paaren durch eine fagozytierende Schicht ersetzt. Der nächste Abschnitt (am Anfange des Aussengelenks), dient als Übergang zum ganzen Aussengelenk: Die fingerförmigen Einbuchtungen bleiben jedoch gleichzeitig als grosse, ihrer Länge nach, der ganzen Breite der Nephridiumwand gleiche, Vakuolen. In der letzten Abteilung verschwinden die fingerförmigen Einbuchtungen; hier sitzen riesige Vakuolen (Fig. 8). Der Ausführungsgang ist sehr kurz, und das Drüsenepithel tritt fast unmittelbar ans Nephropor heran.

Die Lebensfunktionen des Nephridiums gehen nach folgendem Schema vor sich: die sich von Zeit zu Zeit vollziehenden peristaltischen Verkürzungen der Muskelfasern, von welchen die Nephridien bekleidet werden und die sich in die Leibeshöhle ausdehnen (wo sich das Nephrostom und der Nephropor befinden),—funktionieren verschieden in den verschiedenen Gelenken. Im Innengelenk stossen sie ihr Inhalt in die Leibeshöhle zurück, im Aussengelenk findet das Ausstossen nach aussen statt. Deshalb funktioniert das Innengelenk wie ein Apparat, welches die eingedrungene Flussigkeit dre

Leibeshöhle reinigt. Infolgedessen entwickelt sich im Innengelenk eine fagozytierende Schicht, während sich die Zerfallprodukte in der Nephridialwand ablagern und aus dieser nicht ausgeschieden werden. Das Innengelenk ist ein aufspeicherndes. Das Aussenknie vollführt hauptsächlich Ausscheidungsfunktionen. Die durchs Nephropor ausscheidenden Produkte bestehen aus (in flüssigem Medium suspendierten) Bläschenvakuolen, die hauptsächlich im Aussengelenk entstehen.

Die Bläschen enthalten ihrerseits einen flüssigen Inhalt mit harten, grösseren oder kleineren, feinen Körnchen. Das Epithel des Aussengelenks enthält, im Gegensatz zu dem des Innengelenks, keine Körnchen. Die Vakuolen des Aussengelenks vollziehen das Rücksaugen der flüssigen Exkretkomponenten. Die Produkte, die vom Nephridialepithel umgearbeitet werden, bekommen dieses entweder unmittelbar aus der Leibeshöhle oder durchs Nephrostom. In beiden Fällen spielen die Leukozyten eine wichtige Rolle. Beim Massenzerfall der unreifen Sexualprodukte, den man durch Hungern des Wurms hervorrufen kann, werden die absterbenden Spermatozyten von den Leukozyten eingeschluckt und von diesen entweder durch die Muskeln ins Epidermis (in geringerer Anzahl), oder durchs Nephrostom und durchs Innengelenk ins Aussengelenk (Fig. 11) übegetragen, wo sie an der Nephridialinnenwand kleben bleiben und dicke Ablagerungen bilden. Die Spermatozyten werden teils in den Leukozyten, teils in der Nephridialwand zerstört und verdaut (Fig. 10); infolgedessen entstehen kleine Zerfallprodukte der Körner. Das reife Sperma durchdringt mit Leichtigkeit das ganze Nephridium. Im Zusammenhang mit dieser Verdauungsfähigkeit ist das Nephridialepithel ausserordentlich zur Synthese der Fettsubstanzen geeignet, deren Ablagerungen im Nephridium manchmal kolossal sind.

Im Gegensatze zur gemeingltigen Meinung über das Fehlen des Blutgefässystems bei dem Tribus der Polycirridea, kann ich sein Vorhandensein bei Polycirrus abicans konstatieren. Es ist in allen Details auch für die Terebelli den charakteristisch.

Исследования по эмбриологии кольчатых червей.

Г. А. Шмидт.

К зародышевому развитию Archaeobdella Esmontii O. Grimm.

(Из кабинета Эмбриологии и Гистологии 1-го Московского Государственного Университета.)

Предварительное сообщение.

Весной 1918 года мне пришлось совершить поездку по северной части Каспийского моря, во время которой я собрал небольшой материал по развитию Archaeobdella Esmontii. Эта своеобразная пиявка Азовского, Каспийского морей и лиманов черноморских рек, впервые открытая в Каспийском море О. Гриммом [1]), ха-

[1]) О. Гримм. Каспийское море и его фауна. Труды Арало-Каспийской экспедиции, вып. II. Петербург 1876 г. тетр. I, стр 88. Гримм сначала принял ее за немертину, но затем распознал в ней пиявку, которая, пишет он, «отличается в своей организации от всех нам известных форм, как пиявка не паразитирующая, а живущая совершенно свободно, и потому представляющая до известной степени начальную древнюю форму, почему ей и дано мною родовое название Archaeobdella...» и дальше (стр. 89)—«здесь, очевидно, уже существуют части, из которых развились у других паразитических пиявок органы прикрепления к телу хозяина, но они не приняли характерную форму и не функционируют в качестве присосков, потому что Archaeobdella ведет жизнь свободного хищника...» Это замечание по существу неверно—исследования Ковалевского устанавливают чрезвычайное сходство в строении основных систем органов Archaeobdella с Herpobdella. Изучение общих явлений развития также показало, что эмбриональные процессы настолько близки к развитию Herpobdella, что является мысль о полном их тождестве—особенно на ранних стадиях,—за исключением разницы в величине эмбрионов (см. ниже). Очень любопытно в данном отношении замечание об анатомии Archaeobdella, сделанное Ковалевским,— именно об области между 5 и 9 свободными ганглиями брюшной нервной цепи (стр. 332)—«поперечные разрезы этой области почти идентичны с соответствующими разрезами Nephelis».

рактеризуется отсутствием задней (брюшной) присоски, вместо которой у нее имеется закругленный пластинчатый вырост. По своей анатомии, как показали сообщения А. О. Ковалевского [1]), она весьма близка роду Herpobdella (Nephelis). О размножении Archaeobdella единственные сведения, сообщенные Ковалевским, заключались в том, что ему удалось найти в лимане Днестра, где также живет эта пиявка, много яйцевых капсул, прикрепленных к мертвым раковинам, при чем эти коконы, по словам Ковалевского, напоминали—«совершенно капсулы Nephelis, за исключением меньшей величины, что стоит в связи с размерами самих Archaeobdella». Повидимому, коконы этой пиявки были найдены и О. Гриммом (1876 г. стр. 89) [2]). Сведений о зародышевом развитии ни тот, ни другой автор не сообщают.

Я собирал материал по развитию Archaeobdella в конце апреля ст. ст. Повидимому, период размножения довольно велик, так как в продолжение нескольких недель пиявки, находившиеся у меня в аквариуме, продолжали откладывать коконы (до конца мая ст. ст.).

Коконы Archaeobdella по внешнему виду очень похожи на коконы Herpobdella—сильно сплющенная капсула, желтовато-коричневого цвета, с гладкой наружной стенкой; у основания расширяющаяся в стороны пластинка, которая служит для прикрепления к подводным предметам. При рассматривании с верхней стороны, кокон имеет вид овала или, лучше сказать, неправильного эллипсиса. Длина кокона Archaeobdella—1,75—2,25 мм., поперечник 1,2—1,6 мм.; у Herpobdella кокон в длину до 5 мм. и больше, кроме того он более удлиненной формы, чем кокон Archaeobdella. По концам длинной оси расположены две округлых пробки, в процессе откладки замыкающие отверстия кокона, подобно тому, как у Herpobdella. Внутренность кокона наполняет желатиновидная, вязкая белковая масса. В каждом коконе содержится 1—4 зародышей. В той части Каспийского моря, где я производил сбор материала,

---

[1]) А. О. Ковалевский. Bull. de l'Acad. Imper. d. Sciences St. Petersb. 1896. T. V. N. 1. и 5.

[2]) Ibid. тетр. II, стр. 39. Примечание «бурые коконы какой-то пиявки найдены на ст. 124, на 40-саженной глубине; быть может, они принадлежат Archaeobdella Esm. Это овальные тела в 2 мм. длины, темно-бурого цвета; состоят из однообразной бесструктурной оболочки и хрупкого, в спирту, и белого содержимого».

коконы Archaeobdella попадались исключительно на раковинах Adacna laevuisiula.

Внешние процессы развития показывают почти тождество с явлениями развития Herpobdella (Ратке 1862, Robin 1875, Берг, 1885, Сукачев 1903). Я не имел возможности остановиться на подробном изучении процессов развития, но, проследив их в общих чертах, могу отметить, несколько характерных моментов. Развитие совершается с заглатыванием белка, при чем личинка активно плавает в белковой жидкости. Следовательно, здесь имеется тип заглатывания белка, характерный для Arhynchobdellea с типичными для него активными передвижениями эмбрионов в коконе и огромным увеличением размеров зародыша, совершающимся путем заглатывания белка. У Archaeobdella ранние личиночные формы очень напоминают личинок Herpobdella. Они обладают большой головной лопастью, покрытой ресничками. Типичная стадия Herpobdella, о которой идет речь, изображена Бергом (1885 г. рис. 1 табл. XVIII). Ранняя личинка Archaeobdella с большой, покрытой ресничками, головной лопастью, широко разъединенными головными и туловищными зародышевыми полосами, при чем у заднего конца туловищных зародышевых полос лежат телобласты; в самой задней области тела зародыша лежат три дегенерирующих макромера *A*, *B* и *C*, сбоку—от зародышевых полос тела обособляются личиночные нефридии. Сходство настолько велико, что имея препарат личинки Archaeobdella соответствующей стадии и не зная, что это не Herpobdella, можно легко не отличить ее от личинок последней пиявки. Дальнейшие процессы развития почти неотличимы от соответствующих стадий Herpobdella: происходит удлинение тела личинки, сопровождающееся редукцией головной лопасти и уничтожением дегенеративных бластомеров *A*, *B*, *C*. Одновременно прогрессивно развиваются зародышевые полосы, при чем здесь, как и у Herpobdella, происходит срастание головных и туловищных зародышевых полос (Kopf и Rumpfkeime). Личиночная эктодерма Archaeobdella дегенерирует, и окончательный эпителий кожи происходит из периферических элементов зародышевых полос. В развитии энтодермы у зародыша Archaeobdella 0,9—1 мм. длиною происходит следующее: по периферии белкового мешка—энтодерма+заглотанный белок—обособляются группы клеток—Deutolecithzellen немецких авторов—большие округлые элементы, вздутые от белка, находящегося в клеточном теле. На последней стадии глотка представляется в виде относительно недлинной грушевидной массы с широ-

ким основанием, направленным к белковому мешку (сравн. рис. 143 и 144, Robin т. IX, 1875). На этой стадии еще заметны телобласты у задних концов зародышевых полос. На дорзальной стороне личиночная эктодерма имеет вид рыхлой, легко сморщивающейся пленки. Любопытно отметить, что, начиная со стадий закладки первых нервных ганглиев, обособление всей нервной цепи совершается гораздо более ускоренным темпом, чем у Herpobdella: зародыш с еще короткой глоткой обладает уже нервной цепью, обособившеюся почти на всем протяжении, при чем ганглии очень рано являются вполне диференцированными (сравн. с рис. 143, 144, 147 и 148, Robin т. IX). Задние ганглии, точного числа которых я устанавливать не решаюсь, но вероятно их 7, как и у Herpobdella, немедленно по обособлении начинают сбиваться в общую массу. Рост заднего конца показывает характерное отставание в развитии. В дальнейшем течении развития глоточно-пищеводная часть кишечника значительно удлиняется, делаясь цилиндрической, стенка белкового мешка обнаруживает сегментацию, совершенно подобную той, что у зародышей Herpobdella. У взрослой Archaeobdella Ковалевский не изображает никаких слепых выростов кишечника. Задний конец тела диференцируется в лопастевидный рудимент присоски. В зародыше Archaeobdella в 1,5 мм. длиной можно различить: 1) довольно длинную глоточно-пищеводную часть кишечника, 2) окончательно развитую брюшную нервную цепь, 3) в средней кишке обособившийся цилиндрический слой кишечного эпителия, 4) кожный эпителий по всей поверхности тела зародыша, развившийся из окончательной эктодермы и 5) лопатообразную пластинку заднего конца тела—гомолог брюшной присоски. Этот зародыш, за исключением последней особенности и того, что он в $1^1/_2$ раза меньшей длины и соответственно меньшей толщины, совершенно похож на стадию зародыша Herpobdella, изображенную Ратке в рис. 5, табл. III (немного более поздняя стадия см. рис. 155 и 160, Robin т. X).

Следовательно, отличия в процессах развития по сравнению с Herpobdella проявляются в более поздних стадиях, когда начинает диференцироваться внешний облик будущего червя. В передней части развивается вместо закругленной передней присоски, вытянутый коническiй вырост переднего конца тела Archaeobdella. Задний конец тела зародыша Archaeobdella показывает значительную редукцию,—здесь размеры задних сегментов, из которых получается брюшная присоска пиявок, отстают в развитии от остального

тела; редукция идет значительно дальше, чем у Herpobdella, и вместо большого мускулистого диска получается небольшой вырост в виде расширенной короткой лопасти [1]).

Вылупляющиеся из кокона пиявки внешне совершенно похожи на взрослых животных, отличаются лишь по цвету и по присутствию небольших следов белка в кишечнике. Как отметил Ковалевский (стр. 335), молодая Archaeobdella показывает инстинкт плавания, подобный Herpobdella.

Итак, коротко резюмируя эти немногие данные по зародышевому развитию Archaeobdella, мы видим, что эта пиявка обладает развитием, совершающимся с заглатыванием белка («Eiweissschluckender Typus» Bergh'а), при чем образуется личинка с большой покрытой ресничками головной лопастью. Это показывает близкое родство процессов развития Archaeobdella именно с семейством Herpobdellidae, а не Gnathobdellidae, у которых головной лопасти не образуется (Берг 1885 г., стр. 232). Большое сходство с процессами развития Herpobdella показывают более поздние стадии: удлинение тела, идущее параллельно с разрастанием белкового

---

[1]) Этот орган Archaeobdella в настоящее время является, несомненно, рудиментарным. На мой взгляд совершенно справедливое замечание высказал Ковалевский (1896 г. стр. 334): «этот образ жизни находится в полном соответствии с ее формой, и понятно, что присоски, столь необходимые остальным Hirudinea, будут абсолютно бесполезными для животного, обитающего в иле». В Archaeobdella мы имеем один из многочисленных примеров изменяемости животных форм под влиянием перемены условий существования; в данном случае дело идет об изменчивости заднего конца тела. В сущности в Archaeobdella можно видеть один из примеров обратимости процесса эволюции: эктопаразитные животные—пиявки произошли от свободно живших кольчатых червей, причем при переходе последних к паразитному существованию некоторое количество сегментов заднего конца тела слилось вместе для образования общего цилиндрического—Acanthobdelle—или дисковидного—все известные нам Arhynchobdellea, кроме Archaeobdella и Rhynchobdellea—мускулистого органа прикрепления. У предков Archaeobdella в образе жизни произошло изменение: паразитизм совершенно утратился (частичная утрата замечается и у Herpobdella и у некоторых других) и возник свободный образ жизни. Полное завершение картины процесса обратной эволюции было бы в том случае, если бы тот рудимент, в который превратилась брюшная присоска, снова получил прогрессивное развитие и развился в то число сегментов, из которого у древних родоначальников Rhyncho- и Arhynchobdellea когда-то возникла присоска.

Ковалевский придает рудименту присоски Archaeobdella значение органа передвижения и органа вспомогательного при дыхательных движениях тела пиявки. В том и другом случае возможно прогрессивное развитие этого органа. Однако можно представить себе, что этот орган не является достаточно существенным в жизни пиявки, что он потеряет всякое значение и тогда исчезнет, как ненужный и мешающий, и у потомков Archaeobdella не останется и следа когда-то бывших органов прикрепления

мешка и зародышевых полос, срастание Kopf- и Rumpfkeime, редукция личиночной головной лопасти, уничтожение дегенерирующих бластомеров *A*, *B*, *C*, уничтожение личиночной эктодермы и возникновение кожного эпителия взрослого животного из периферических элементов зародышевых полос. Очевидно, что путь возникновения Arhaeobdella от подобных предков Herpobdella (в процессах зародышевого развития) сказался, главным образом, на поздних стадиях зародышевого развития, где появляются особенности, характерные для данной формы: в наружной морфологии—коническая головная лопасть и редукция брюшной присоски. В этом отношении Archaeobdella отличается от Ichtyobdellidae, где, как показано мною, путь возникновения этого семейства отразился в процессах зародышевого развития изменением именно ранних стадий.

Можно предположить, что Archaeobdella произошла от животных, которых мы отнесли бы к современному роду Herpobdella. Дело в том, что ее географическое распространение делает вполне вероятным предположение, что Archaeobdella является местной европейской формой, возникшей в Понто-Эвксинском бассейне, куда переселились ее предки из рек, впадавших в этот бассейн, и при этом под влиянием каких-то условий изменили свой образ жизни, а соответственно и некоторые особенности строения, приспособившись к хищному свободному существованию и жизни в иле. Если это было так, то Archaeobdella является одной из самих молодых по времени возникновения пиявок.

Было бы чрезвычайно интересно изучить детально процессы дробления и развития ранних стадий Archaeobdella и сравнить их с хорошо изученным развитием Herpobdella atomaria (Сухачев 1903 и Dimpker 1917). При таком сравнительном исследовании мог бы быть решен ряд интересных вопросов (напр., вопрос о стойкости тех или иных особенностей в дроблении).

Изложенные вкратце сведения по зародышевому развитию, мне думается, вполне подтверждают взгляд, высказанный А. О. Ковалевским (1896 г., стр. 334), что Archaeobdella «обладает чертами родства с Hirudinea, наиболее диференцированными (les plus developqées), как Nephelidae».

В заключение я хочу указать, что считаю название, данное исследуемой пиявке О. Гриммом, архаичным, так как автор дал ей родовое название, на основании ее, якобы, древнего происхождения. На основании морфологии этой формы и описанных здесь явлений

развития Archaeobdella я предлагаю новое родовое название— Neoherpobdella, которое указывает на очень тесное родственное отношение этой формы к роду Herpobdella. Видовое название я считал бы безусловно целесообразным дать в честь исследователя Каспийского моря, впервые открывшего эту необыкновенно интересную форму. Следовательно новое название исследуемой пиявки— Neoherpobdella Grimmi. Я думаю, что эта форма ввиду ее тесных родственных отношений к роду Herpobdella послужит прекрасным объектом для некоторых общих вопросов эволюции, для чего, разумеется, требуется детальное изучение как ее морфологии, так и эмбриологии. Ковалевский, отметив ее близкое родство с Herpobdella, не коснулся ближе вопроса о ее систематическом положении. Я полагаю, что необычайное сходство, почти тождество, в строении таких важных систем органов, как система лакун полости тела (по Ковалевскому, Appareil circulatoire), отсутствие челюстей, одинаковое с Herpobdella в основных чертах разделение кишечного канала, многочисленные неметамерные семенники,—дает нам определенные указания, что рассматриваемая форма должна быть отнесена к семейству Herpobdellidae; род Neoherpobdella отличается от рода Herpobdella размерами и формой тела, формой переднего конца и редукцией задней присоски, вместо которой здесь имеется пластинчатый вырост. Детальной диагностики рода, на основании данных Ковалевского о морфологии этой формы, сделать нельзя, так как они недостаточны; еще хуже с внешней морфологией, о которой у Ковалевского нет ни слова, данные же Гримма слишком неопределенны.

Указатель литературы.

1. Rathke, H. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862.

2. Robin, Ch. Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Paris 1875.

3. Bergh, R. Über die Metamorphose von Nephelis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1885.

4. Сукачев, Б. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen (II—Nephelis). Zeitschr. f. wiss. Zool. 73. Bd. 1903.

5. Шмидт, Г. А. Эмбриональное развитие Piscicole geometra 1920 г.

6. Dimpker, A. M. Die Eifurchung von Herpobdella atomaria. Zool. Jahrb. 1917. Bd. 40.

Zur Embryonalentwickelung von Archaeobdella Esmontii O. Grimm.

G. Schmidt.

Aus dem Laboratorium für Embryologie und Hystologie der Universität in Moskau).

Zusammenfassung.

Die Archaeobdella esmontii vermehrt sich im nördlichen Teil des Kaspischen Meeres, im Frühling (April und Mai). Die mit Eiweissflüssigkeit umgebenen Eier werden in Kokons abgelegt, welche von der Blutegel an den Muscheln von Adacna laeviuscula befestigt werden. Der Kokon erinnert der Form nach dem von Herpobdella, nur ist er kleiner und dem Ansehen nach abgerundeter. Der Kokon von Archaeobdella ist 1,75—2,25 mm. lang und 1,2—1,6 mm. breit. Im Kokon befinden sich 1—4 Embryonen. Die Entwickelung verläuft bis zu den späten Stadien wie bei der Herpobdella. Die Entwickelung vollziecht sich bei der Archaeobdella mit einer eiweissschluckender und sich aktiv im Kokon bewegender Larve wie bei Herpobdella. Die Larve ist mit einer Reihe provisorischer Organe versehen unter denen die Larvenkopflappen gut entwickelt sind, was sofort auf eine enge verwandschaft der Archaeobdella zu der Familie der Herpobdelliden hinweist. Die Ähnlichkeit der Larven von Archaeobdella und Herpobdella ist so gross, das man nur nach der bedeutenderer oder geringerer Grösse der Embryonen, diese oder jene Blutegel unterscheiden kann.

In späteren Stadien ist eine durch Eiweissschlucken, starke Vergrösserung des Embryos eine Reduktion der Larvenkopflappen, und ein Zusammenwuchs des Kopf- und Rumpfkeim characteristisch. Das Larvenektoderm des Embryos degeneriert, und das endgültige Hautepitel entsteht aus den peripheren Elementen der Keimstreifen. Die Vorgänge in der Entodermentwickelung,—nähmlich, die der Bildung von Deutolecitzellen, der allmählichen Vermin. derung der Dimensionen und der Entstehung des cylindrischen Darmepitels, vollziehen sich in analoger Weise wie bei der Herpobdella. Die rasche Absonderung der Nervenkette und die frühe Differenzierung der einzelnen Ganglien ist bemerkungswehrt. Die hinteren Ganglien vereinigen sich nach der Absonderung zu einer

allgemeinen Nervenmasse. Es ist nötig zu betohnen, dass die Reduktion der hinteren Segmente des Körpers der Archaeobdella sich bedeutend weiter entwickelt, als bei der Herpobdella—anstatt eines muskulösen Organs erhalten wir eine dünne, kurze, halbrunde Platte. Die aus dem Kokon auskriechende Blutegeln sehen äusserlich den erwachsenen ähnlich.

Diese allgemeinen Angaben über die Entwickelung von Archaeobdella, zeigen uns die Richtigkeit der Ansicht von A. Kowalevsky, der in ihr einen nahen verwandten, der Herpobdella (Nephelis) erkannte (1896, Bd V, № 1 und 5). Die zweifellose Nähe dieser Blutegel zur Gattung Herpobdella zwingt uns zu der Annahme, dass die Benennung, Grimms archaich gewesen war, da er in der Archaeobdella eine primitive Form sah und in der unvollkommenen Entwickelung ihrer Saugnäpfe kein Rudiment eines früher existierenden Organs, sondern einen Keim erblickte, aus welchem «sich bei den anderen parasitischen Blutegeln die Befestigungsorgane an den Körper des Wirtes entwickelt haben» (1876, Heft I, S. 88). Dank diesem Umstande schlage ich für Archaeobdella esmontii eine neue Benennung vor—Neoherpobdella Grimmi—der Gatungsname weist auf die Nahe Verwandtschaft dieser Form zur Herpobdella; den Namen der Art, aber, scheint es mir zweckmässig zur Ehre des Forschers, welcher diese Form zuerst entdeckte, zu benennen.

Мускульная клетка ктенофор.

Гр. Роскин.

(Из Института экспериментальной биологии Г. И. Н. З.)

(С 8-ю рисунками в тексте.)

Основным объектом исследования были мускульные клетки Beroe; полученные результаты были дополнены и проверены на мускульных клетках Bolline. Наблюдение in vivo служило не только для проверки уже полученных наблюдений на срезах, а было основным; когда же наблюдения над живой или умирающей мускульной клеткой давали нужные результаты, только тогда изучались различно обработанные срезы. При этом нельзя не отметить, сколь благодарным материалом являются мускульные клетки Ctenophora для наблюдения in vivo; эти клетки легко изолируются без применения особых способов мацерации; морская вода является благоприятной средой для изолированных клеток, а работа мерцательной пластинки ребер ктенофор служит косвенным, конечно, указанием на продолжительность жизни изолированных частей ткани.

Из литературы по гистологии ктенофор надо указать, главным образом, на Гертвига, Хуна, Коротнева, К. Шнейдера и особенно П. Самасса, весьма подробно описавшего мускульные клетки у ряда различных ктенофор. Студневидное тело Beroe богато мускульными клетками. Длину их весьма трудно измерить, так как при изоляции клетки часто обрывают свои концы, а толщина клеток весьма колеблется у различных экземпляров, завися, вероятно, главным образом от величины самого организма. На толстых клетках ясно видно их строение: они покрыты сарколеммой, под которой лежит слой темной, сильно преломляющей свет плазмы—кольцевой слой,—а сердцевину клетки заполняет гораздо более прозрачная плазма; на срезах видна ее крупно-ячеистая структура с маленькими вакуолями и с характерной зернистостью. В этом прозрачном сердцевинном слое плазмы лежит ядро; на препаратах видно, что нередко длинные клетки содержат по нескольку ядер.

На срезах мускульных клеток сарколемма видна в виде тонкого кольца; под ней проходят фибриллы, образуя то, что Самасса называет Mantel von Fibrillen, покрывая в самой непосредственной близости от сарколеммы мускульную клетку на всем ее протяжении. Сама же сарколемма никакой видимой структуры (исчерченность, утолщения, точечная структура) не имеет. Но то, что здесь имеется, является действительно вполне отчетливо выраженной оболочкой мускульной клетки; это настоящая «обособленная рубашка» клетки: в целом ряде случаев сарколемма может отставать от плазматического тела клетки либо в виде отдельных небольших пузыревидных вздутий, либо на более обширных участках. Эти рисунки подтверждают правильность критического отношения Самасса к мнению Гертвига, что сарколемма «nur eine Erhärtung und Verdichtung der benachbarten Gallerte». Изображенные изменения мускульной клетки являются последствиями изменения осмотического состояния среды.

Фибриллы, конечно, являются для исследования труднейшей частью мускульной клетки. Их видел еще Эймер, но принял их за соединения сарколеммы с собственно мускульной клеткой; видел их и точно изобразил также и Гертвиг, но истолковал их как сарколемму, образующую зернистое кольцо между плазмой мускульной клетки и студневидной массой тела. Наконец, Самасса описал их как чехлик настоящих примитивных фибрилль (Primitivfibrillen): «Auf den Querschnitten einer Muskelfaser sieht man das Sarkolemm als einen äusserst zarten Ring; von diesem treten gegen das Innere der Faser kurze Leisten, welche körperlich als ein Mantel von Fibrillen zu denken sind».

Надо указать еще на многочисленные и разнообразные по форме соединения мускульных клеток; иногда эти связи создают впечатление, что вся мускульная система студневидного тела ктенофоры представляет одно целое благодаря этим плазматическим соединениям. На широкое развитие этих плазматических соединений мускульной клетки указал еще Хун. Можно указать несколько наиболее характерных типов таких соединений: 1) два мускульных тяжа перекрещиваются, и от нижнего отходит боковая, узкая, полукруглая перетяжка; 2) два мускульных тяжа перпендикулярно перекрещиваются, один более тонкий впадает в другой, и после соединения мускульная клетка становится более толстой, чем до соединения; 3) древовидное разветвление—самая частая форма соединения мускульных тяжей; 4) два близколежащих тяжа

соединяются только тонкими выростами сарколеммы, другие части мускульной клетки в соединении не участвуют, и 5) наконец, Самасса описывает еще один вид соединения мускульных клеток: «Man sieht nämlich die Ringsmuskulatur von den geweiartigen Enden der Radiärmuskeln so umschnürt, wie etwa ein Draht von einer Rebenranke. Eine Verbindung der Substanzen der beiden Muskeln findet dabei aber nicht statt...»

Вышеописанным исчерпывается характеристика мускульных клеток Beroe, как она вырисовывается в начале изучения, что вполне совпадает с данными Хуна, Гертвига, Шнейдера и, главным образом, Самасса (рис. 1).

Что же касается гистогенеза мускульных клеток ктенофор, то, не имея собственных наблюдений, могу лишь напомнить, что, по Ковалевскому и Хуну, эктодермальные клетки переселяются в студневидную массу и там превращаются в мускульные клетки;



Рис. 1. Мускульная клетка Beroe. Окраска Маллори. Объектив 1,8 ок. 4. Отчетливо покрашена сарколемма и мембрана, отделяющая кольцевой слой от осевого.

Хун полагает, что этот процесс происходит и у взрослых организмов; Мечников, а за ним и Самасса думают, что мускульные клетки образуются из мезодермальных клеток; Самасса описывает виденные еще Эймером и Гертвигом амебообразные клетки, сравнительно часто встречающиеся в студневидной массе, в которой они движутся, выпуская псевдоподии; среди них встречаются стадии деления; затем такая клетка веретенообразно удлиняется, и, наконец, она начинает вырисовываться резко и отлично от окружающих клеток своим сильно преломляющим свет плазматическим телом.

Таким образом, при подведении итога ориентировочным наблюдениям и литературным данным относительно строения мускульных клеток ктенофор перед исследователем возникают следующие вопросы:

1) вопрос о существовании сарколеммы, ввиду некоторого расхождения авторов в этом вопросе;

2) вопрос о природе фибрилль мускульной клетки ктенофор;

3) вопрос о роли осевого и кольцевого плазматического слоя, о их цитологической характеристике и взаимном отношении,

и 4) вопрос о взаимоотношении фибрилль, осевого и кольцевого плазматического слоя и отношение их к функции клетки.

Сарколемма.

Вопрос о существовании индивидуализированной, ясно выраженной (т.-е. оптически и красочно выделяемой) сарколеммы должен быть решен в положительном смысле. При достаточном навыке и на изолированных неокрашенных мускульных клетках можно заметить сарколемму; при изменении осмотических условий среды сарколемма явственно отстает в виде разного размера вздутий; при окраске по методам Маллори, Пачини (железный гематоксилин + лихтгрюн — эозин, орсеин — Wasserblau — эозин + сафранин и т. д.) сарколемма красочно выявляется достаточно резко и определенно. Никакой связи между сарколеммой, как думал Гертвиг, и студневидной оболочкой клетки не имеется, и уже ни в коем случае сарколемма не является простым сгущением студневидной массы.

Фибриллы.

Прежде всего возникает основной вопрос цитологии мускульной клетки, вопрос о природе фибрилль, т.-е. об их аггрегатном состоянии: являются ли они твердыми или жидкими плазматическими образованиями?

При наблюдении над живыми, выделенными в морской воде клетками фибриллы кажутся сравнительно слабо преломляющими свет нитями; число их невелико и, вероятно, не превышает 2—3-х десятков. Сравнительно легко убедиться, что здесь имеются ни зерна, расположенные вкруг, ни утолщения сарколеммы, которая не имеет определенно выраженной структуры, ни полоски, отходящие от сарколеммы внутрь клетки, а настоящие фибриллы, подобные вообще типичным фибриллям гладкой мускульной клетки. Особенно отчетливо совершенная индивидуализированность фибрилль видна на рисунках с мацерированных клеток, где фибриллы могут совершенно обособляться от сарколеммы, принимать форму различно изогнутых нитей, переплетаться друг с другом или же, при более глубоких изменениях внутри клетки, как бы рассыпается внутри самой клетки (см. рис. 2).

Фибриллы лежат не всегда в виде прямых нитей и часто принимают причудливо - изогнутые формы. Когда приходится изолированную мускульную клетку изгибать под микроскопом, то видно, что в этом случае фибриллы ведут себя так, как будто это были упругие проволочки. При сильных изгибах клетки они

не выдерживают слишком крутых изгибов и ломаются. Случается наблюдать, как плазматическая масса клетки стягивается к сре-

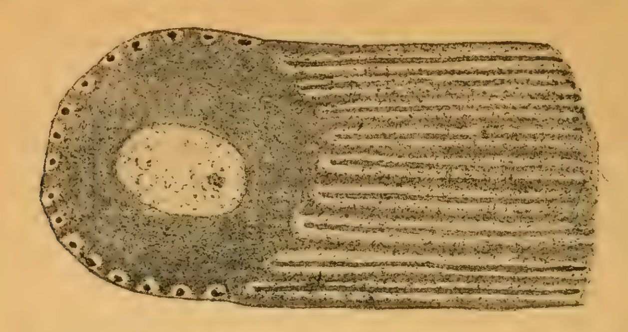


Рис. 2. То же. Окраска Пачини. Объектив 1,5 ок. 18. Рисунок с косого среза. Видны фибриллы и диференцированы оба типичных слоя. Фибриллы проходят, вероятно, в особых каналах.

дине, обнажая концы фибрилль, и тогда ясно видно, как изолированные мускульные фибриллы самостоятельно лежат в воде, сопротивляются, не изгибаясь, токам воды и лишь при сильном надавливании или расщипывании могут быть изогнуты или даже сломаны (рис. 3). Так что все наблюдения in vivo прямо указывают, что фибриллы мускульных клеток ктенофор—твердые эластические образования.

Эти наблюдения можно пополнить картинами микроскопических препаратов, на которых при разнообразных окрасках



Рис. 3. То же. Мацерация. Объектив 1,8 ок. 8. Отступивший кольцевой слой обнажил некоторые фибриллы, лежащие свободно в воде; оба кольцевых плазматических слоя на протяжении большого участка слились.

резко выделяются по своим красочным свойствам их отличия в физическом смысле яснее всего выступают, если пользываться смесью трех основных или трех кислых красок. При этом фибриллы окра-

шиваются так, как будто в физическом смысле они были бы наиболее густой (плотной) субстанцией.

При самом осторожном пользовании результатами цитологических окрасок, приходится признать в них определенное подтверждение наблюдений, сделанных над живыми клетками.

Опорная, скелетная роль фибриллей в жизни мускульной клетки ясно выступает при рассматривании различных форм разветвлений, которые эти клетки так часто образуют. Не будь фибриллы опорными элементами клетки, трудно было бы себе представить, как в этих местах соединений мускульных клеток поддерживается связь и постоянство формы. Ни сарколемме, ни каким-либо другим частям мускульной клетки приписать таких свойств нельзя. Наконец, если взять всю мускульную древовидно-разветвленную клетку в целом, то трудно допустить, чтобы такой сложный, причудливо-извитой механизм мог бы работать, сокращаться, не теряя ни своей постоянной формы, ни связей между отдельными частями, ни будь на то особой поддерживающей и формоопределяющей твердой, эластичной системы скелетных элементов.

Нужно еще добавить, что фибриллы оказались весьма устойчивы в отношении слабых кислот (уксусная, соляная, серная...). Все сказанное приводит к мысли, что мускульные фибриллы ктенофор по своим свойствам весьма близки к описанным фибриллям сувойки (Кольцов 1911, Роскин 1917) и эпителиально-мускульной клетке гидры (Роскин 1917), т.-е., повторяем, это твердые эластические образования.

Но решение вопроса об аггрегатном состоянии фибрилль мускульной клетки ктенофор—твердые эластические нити—не выясняет окончательно их роли в жизни клетки и тех функций, которые они выполняют. Этот вопрос еще более осложняется присутствием двух безусловно различных слоев плазм—Markschicht и Rindenschicht.

Кольцевой и осевой слой плазмы.

Здесь мы встречаемся, полагаем, с фактом чрезвычайной важности для решения всей нашей проблемы в целом. Будь в мускульной клетке ктенофоры те школьно-привычные нам элементы мускульных клеток: фибриллы, саркоплазма, сарколемма—решение вопроса могло невольно склониться в сторону традиционного распределения функций между указанными мускульными элементами.

Но прежде надо решить: действительно ли кольцевой слой является таким существенным элементом мускульной клетки ктенофоры.

Как указывалось выше, кольцевой слой является настолько ясно видным образованием, что авторы, работавшие и без изощренной современной микротехники, описывали его весьма определенно. Но то, что этому слою давались такие «безразличные» названия (Rindenschicht), говорит о том, что вопрос о физиологическом его назначении обходился и что не предлагалось никакого определенного решения, для чего этот слой служит. Все это указывает, как не подходил кольцевой плазматический слой к заранее принятым авторами представлениям о строении мускульной клетки.

Гораздо проще обстоит дело с осевым плазматическим слоем: эта жидкая плазма, нередко имеющая на препаратах ячеистый вид с многочисленными небольшими вакуолями, с крупными и мелкими зернами, слабо преломляющая свет, являющаяся вместе с тем средой, в которой находится ядро (или ядра) мускульной клетки,—все это наводит на мысль, что осевая плазматическая масса является не чем иным, как саркоплазмой обычной мускульной клетки. И исследователю не приходится встречаться ни с какими противоречащими такому предположению фактами ни при наблюдении in vivo, ни при зарисовке покрашенных препаратов. Особенно резко аналогия выступает при окрасках: осевая плазматическая масса красится вполне типично для саркоплазмы.

Совершенно иначе представляется кольцевой слой: in vivo он резко отличается от осевого слоя своей сильной светопреломляемостью (это наиболее сильно преломляющая свет часть клетки), он кажется более густым, в нем нет ни ячей, ни вакуолей; в нем не встречаются зерна, как в осевом слое. Особенно же резко выступает отличие кольцевого плазматического слоя от осевого при некоторых методах окраски.

Например, в смесях трех основных красок (или трех кислых красок) плазма кольцевого слоя красится так, как если бы она была более «густой», «плотной», менее «пористой». При других методах окраски отличие плазматических слоев выступает не менее резко.

	осевой слой.	кольцевой слой.
Mallori	Светло-красный	Темно-желто-красный
Paccini	Синий	Желто-красный
Wasserbl.+Orsein+Safran.	Зеленоватый	Сине-фиолетовый
Железный гематоксилин	Серый	Черный
Benda	Серо-красный	Синий

Словом, на основании результатов окрасок и наблюдений in vivo можно сказать, что кольцевой слой цитологически по своим физическим и оптическим и, возможно, химическим свойствам резко отличается от осевого плазматического слоя.

Остается еще решить вопрос: не является ли кольцевой слой лишь постепенным сгущением кнаружи плазмы осевого слоя.

In vivo граница между этими двумя слоями очень отчетливая, никаких переходов не встречается; то же и на окрашенных препаратах: две разнородные окрашенные полоски без всяких переходов одного цвета в другой.



Рис. 4. То же. Мацерация. Объектив 1,8 ок. 6. Распад кольцевого слоя и освобождение фибрилль, лежащих, на одном конце, свободно в плазме.

Наконец, при наблюдении расщепленных препаратов создается впечатление, что кольцевой слой отделяется особой мембраной от осевого слоя; на некоторых окрашенных препаратах это обстоятельство выступает еще сильнее, и предположение о существовании мембраны, отделяющей осевой слой от кольцевого слоя, имеет очень многое за себя.

Любопытно, что при мацерации кольцевой слой может отставать от оболочки, изгибаться, продвигаться внутрь клетки, иногда настолько, что может как бы слипаться с противоположным своим слоем (рис. 4, 5). Так что и при мацерации кольцевой слой ведет

себя как совершенно обособленная, ясно выраженная, устойчивая часть мускульной клетки. В количественном отношении коль-



Рис. 4а. То же. Мацерация. Объектив 1,8 ок. 8. Начало спадения кольцевых слоев

цевой и осевой плазматический слой непостоянны: в одних клетках кольцевой слой толще, в иных тоньше; но как общее правило кольцевой слой занимает большую часть клетки; эти наблюдения



Рис. 5. То же. Мацерация. Объектив 1,8. ок. 8. В одном месте кольцевые плазматические слои слились. Видны фибриллы.

приходится делать на поперечных срезах через фиксированный материал, т.-е. на клетках, очень сократившихся; но то, что удается подметить и in vivo, дает право думать, что эти отношения прибли-

зительно применимы и к живой клетке, но чем менее сокращена клетка, тем тоньше кольцевой плазматический слой. Каково же



Рис. 6. То же. Морская вода. Объектив 1,8 ок. 12. «Волна сокращения» (resp. узел, пучность).

поведение кольцевого слоя при сокращении мускульной клетки? На живой, расщепленной в морской воде мускульной клетке, при сокращении можно наблюдать сильное (пропорционально степени сокращения) утолщение кольцевого слоя, сопровождающееся образованием особых вздутий, узлов сокращений, подчас очень значительных (рис. 6).

Эти узлы могут встречаться в виде единичных утолщений или в виде ряда следующих друг за другом вздутий (рис. 7).

Наконец, важно отметить, что при сокращении мускульной клетки происходит сильное потемнение, т.-е. из очень прозрачной



Рис. 7. То же. Две близко идущие друг за другом «волны сокращения».

она становится мутной и непрозрачной; это явление протекает не за счет потемнения всего клеточного тела, а только кольцевого плазматического слоя. Общее впечатление—что кольцевой слой

принимает самое активное участие в процессах сокращения. Но при этом остается еще в силе вопрос об отношении между фибриллями и кольцевым слоем.

Первое, что бросается исследователю в глаза, это—относительно небольшое число фибрилль в мускульной клетке, при чем фибрилли расположены на поверхности клетки, образуя Fibrillenmantel. Масса, которую занимают фибрилли, очень невелика по сравнению не только с общей массой мускульной клетки, но и с массой кольцевого плазматического слоя; это обстоятельство странно, так как ктенофоры обладают весьма развитой и относительно сильной мускулатурой, способной к сравнительно энергичным движениям.

Далее, снова напомним, что при сокращении мускульной клетки нельзя наблюдать особых изменений в фибриллях, в то время как сокращение явственно связано с изменением свойств кольцевой плазматической массы: стекловидно-прозрачный кольцевой плазматический слой становится мутным, темнеет, принимает «молочный» цвет, одновременно очень усиливается его сродство к целому ряду красок. Эти явления сопровождаются образованием пучностей, узлов, сгущений,—и невольно склоняешься к мысли, что действительно активной частью мускульной клетки являются не фибрилли, а кольцевой плазматический слой. Это мнение получает еще подтверждение при наблюдениях над мускульной клеткой ктенофоры при изменившихся осмотических условиях среды: оказывается, что кольцевой плазматический слой является очень чувствительным к такого рода изменениям; начальные стадии таких изменений сходны с явлениями сокращения: образования сгущений, узлов, пучностей; в дальнейшем этот процесс ведет к распаду кольцевого плазматического слоя на отдельные части (капли). В течение описанного процесса остальная часть клетки весьма мало изменяется. При описанных изменениях также ясно выступают отношения между фибриллями и кольцевым плазматическим слоем. Тут выясняется, что фибрилли при этом ведут себя так, как если бы они поддерживали чувствительный, подверженный сгущениям кольцевой слой. На рис. 8 изображена одна из стадий распада кольцевого слоя: видно, как распавшийся плазматический слой повис на отдельных фибриллях. В дальнейшем кольцевой плазматический слой может совершенно «сползти» с фибриллей, обнажив их (см. рис. 3), и тогда фибрилли торчат наружу в виде проволочек или лежат извитыми нитями внутри клетки.

Еще одно подтверждение нашей мысли, что фибрилли мускульной клетки ктенофор являются твердыми эластическими нитями, можно увидеть, рассматривая форму сократившихся мускульных клеток: очень часто, сильно сократившаяся клетка принимает волнообразную форму, нередко переходящую в спиралевидную. Так как такое скручивание нельзя здесь приписать ни противодействию окружающей студневидной массы, ни противодействию тонкой бесструктурной сарколеммы, то единственно возможным остается предположение, что противодействие оказывается твердыми фибриллями, расположенными в поверхностном слое мускульной клетки.

Словом, в итоге наблюдений можно описать мускульную клетку ктенофоры так: мускульная клетка ктенофоры покрыта



Рис. 8. То же. Мацерация. Объектив 1,8 ок. 8. Кольцевой плазматический слой распался на отдельные плазматические столбики, повисшие на отдельных фибриллях.

бесструктурной ясно выраженной сарколеммой; под ней проходит ряд твердых эластических фибрилль, образующих скелет мускульной клетки; помимо опорной функции эластические фибрилли могут служить и для растягивания сильно сократившейся клетки; действительно сократимой частью является сильно преломляющая свет кольцевая плазматическая масса, изменяющаяся при сокращении из стекловидно-прозрачной в беловато-мутную, образуя при этом сгущения, пучности, узлы сокращения; кольцевая плазматическая масса обладает большой чувствительностью к изменениям внешней среды; резкие изменения внешней среды ведут к разрыву кольцевой массы на части—каплеобразование. С большой долею вероятия можно утверждать, что кольцевая плазматическая масса отделена от осевой плазмы особой тонкой мембраной; внутренняя, слабо преломляющая свет, жидкая, сильно вакуолизированная плазма, содержащая большое количество характерных зерен, соответствует обычной саркоплазме других мускульных клеток; внутри сарко-

плазмы находится одно или несколько ядер. При таком толковании структуры мускульной клетки ктенофоры легко можно провести аналогию между нею и сократимым стебельком сувойки (Кольцов 1911 г., Роскин 1917 г.). См. схему:

Сувойка		*Ктенофора*
текоплазма	=	саркоплазме;
кольцевой плазматический слой	=	киноплазме;
скелетные фибриллы ножки	=	фибриллям мускульной клетки;
мембрана propria киноплазмы	=	мембране, отделяющей кольцевой слой от осевого.

Следовательно, разница заключается лишь в расположении трофической части клетки: у ктенофоры она расположена по оси клетки внутри сократимого кольцевого слоя плазмы, а в ножке сувойки— снаружи сократимой части.

По отношению к эпителиально-мускульной клетке гидры может быть соответственно установлена следующая аналогия Роскин 1917 г.):

Гидра		*Ктенофора*
трофическая часть эпителиально-мускульной клетки	=	саркоплазме;
киноплазматический столбик	=	кольцевому плазматическому слою;
мембрана мускульного тяжа	=	мембране кольцевого слоя;
скелетная фибрилля	=	фибриллям поверхности клетки.

Но по поводу этих аналогий необходимо оговорить, что полную убедительность они получат лишь в том случае, если, в дальнейшем, при изучении других мускульных клеток они получат более широкое и, конечно, более полное свое подтверждение.

Выводы.

1) Мускульные клетки Beroe и Bolline покрыты ясно выраженной сарколеммой, которая красится диференцированно рядом методов по Mallory, Paccini и т. д.

2) Протоплазма этих мускульных клеток делится на кольцевой и осевой плазматические слои; эти слои очень разнятся друг от друга по своим свойствам и структуре.

3) Кольцевой плазматический слой расположен в виде трубки на поверхности клетки, он очень сильно преломляет свет, гомогенен, лишен зерен, интенсивно красится основными красками

4) Осевой слой расположен по всей длине клетки; он слабо преломляет свет, имеет мелко-вакуолистое строение, содержит несколько видов характерных зернистостей, красится как обычная саркоплазма; в осевом слое находится одно или несколько ядер; осевой слой является трофической частью мускул. клетки.

5) Кольцевой плазматический слой отделен от осевого особой мембраной.

6) При сокращении мускульной клетки кольцевой слой утолщается, в нем образуются волны сокращения, вздутия и т. д.

7) Кольцевой плазматический слой очень чувствителен к изменениям внешней среды: при резких ее изменениях он распадается на отдельные части, принимающие форму капель.

8) Я полагаю, что кольцевой плазматический слой является действительно сократимой частью мускульной клетки.

9) Между сарколеммой и кольцевым плазматическим слоем лежат немногочисленные фибрилли; in vivo они слабо видны вследствие относительно слабой светопреломляемости.

10) Эти фибрилли являются твердыми эластическими нитями, в своей совокупности образующими скелет мускульной клетки.

11) В сокращении мускульной клетки эти фибрилли принимают лишь пассивное участие.

12) Формоопределяющая роль этих фибриллей особенно ясно выступает при рассмотрении разветвленных мускульных клеток.

13) При резких изменениях внешней среды очень часто кольцевой плазматический слой распадается на мелкие плазматические столбики, повисающие на отдельных скелетных фибриллях.

14) Можно провести определенную аналогию между строением мускульной клетки Beroe и Bolline, с одной стороны, сократимым стебельком сувойки (Кольцов, 1912, Роскин, 1917), с другой стороны, с мускульными отростками эпителиально-мускульной клетки гидры (Роскин, 1917).

Die Muskelzelle der Ctenophoren.

G. Roskin.

(Aus dem Institut für experimentelle Biologie. Moskau.)

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Zusammenfassung.

1. Die Muskelzellen von Beroe und Bolline besitzen ein deutlich ausgebildetes Sarkolemm, das mit den Methoden von Mallory, Paccini u. and. sich gut färben lässt.

2. Das Protoplasma dieser Muskelzellen besteht aus einer Markschicht und einer Rindenschicht, die sich durch ihre Eigenschaften und ihre Struktur stark unterscheiden.

3. Die Rifndenschicht bildet eine röhrenförmige Hülle an der Peripherie der Zelle. Sie ist stark lichtbrechend, homogen, enthält keine Körnelungen und ist ausgesprochen basophil.

4. Die Markschicht zieht sich durch die ganze Länge der Zelle. Sie ist schwach lichtbrechend, besitzt eine feinwabige Struktur, enthält wohlcharakterisierte Körnelungen, färbt sich wie gewöhnliches Sarkoplasma und enthält 1 oder mehrere Kerne. Der Markschicht sind trophische Funktionen zuzumuten.

5. Die Markschicht ist von der Rindenschicht durch eine spezielle Membran getrennt.

6. Bei der Kontraktion der Muskelzelle wird ihre Rindenschicht verdickt; es bilden sich in ihr—Kontraktionszellen, Anschwellungen u. s. w.

7. Die Rindenschicht ist gegen alle Veränderungen des Aussenmediums sehr empfindlich und unterliegt bei besonders starken Veränderungen des letzteren einem tropfenartigen Zerfall.

8. Die Rindenschicht ist höchstwahrscheinlich der einzige kontraktile Teil der Muskelzelle.

9. Zwischen dem Sarkolemm und der Rindenschicht liegen einige Fibrillen. In vivo sind sie ihres schwachen Lichtbrechungsvermögens wegen kaum zu unterscheiden.

10. Diese Fibrillen sind feste elastische Fasern und bilden in ihrer Gesammtheit das Skelett der Muskelzelle.

11. Bei der Kontraktion verhalten sich diese Fibrillen nur ganz passiv.

12. Die formbedingende Rolle dieser Fibrillen kommt besonders zum Vorschein bei der Betrachtung der verzweigten Muskelzellen.

13. Bei heftigen Veränderungen des Aussenmediums zerfällt die Rindenshicht öfters in kleine Plasmasäulchen, die an einzelnen elastischen Fibrillen hängen bleiben.

14. Die Analogie zwischen dem Bau der Muskelzelle von Beroe und Bollina und dem Bau des kontraktilen Stieles von Vorticella (Koltzoff, 1912; Roskin, 1917) und dem Muskelausläufer der Epithelialmuskelzellen Hydra (Roskin, 1917) ist leicht festzustellen.

Содержание второго выпуска (двойного).

Sommaire.






SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01260 8832